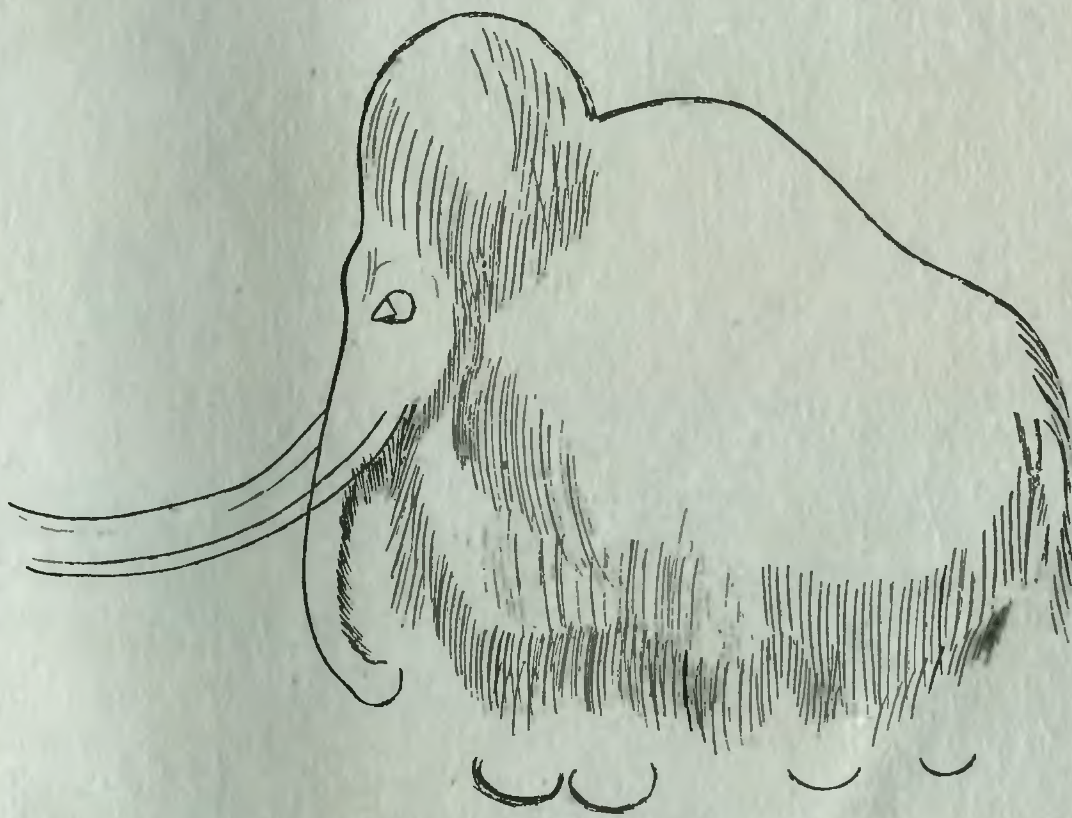
VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

ISSN 0206-0477

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ





РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 263
Выпускаются с 1932 года

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ

Под редакцией Г Ф. БАРЫШНИКОВА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1995

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
SAINT-PETERSBURG, 1995, VOL. 263

STUDIES OF PLEISTOCENE AND RECENT MAMMALS

Editor Gennady Baryshnikov

No part of this book may be reproduced in any form by photostat, microfilm or any other means, without written permission from publisher

Главный редактор —
директор Зоологического института РАН
академик *О. А. СКАРЛАТО*

Редакционная коллегия:
Я. И. Старобогатов, Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович, С. Я. Цалолихин

Рецензенты:
Ф. Н. Голенищев, Л. А. Несов

Сборник содержит статьи по морфологии, систематике и зоогеографии плейстоценовых и современных млекопитающих из отрядов хищных, парнопалых, непарнопалых, хоботных и зайцеобразных. Рассмотрены новые находки плейстоценовых зверей на палеолитических стоянках Крыма, Кавказа, Урала и Русской равнины. Представляет интерес для научных работников в области зоологии, палеонтологии, геологии и археологии.

На обложке — палеолитическое изображение мамонта из пещеры Фон-де-Гом, Франция, мадлен (по Капитану, Брейлю и Пейрони).

И $\frac{2002000000-06}{055(02)3-95}$ Без объявления © Зоологический институт РАН, 1995

Никакая часть этой книги не может быть воспроизведена ни фотоспособом, ни микрофильмированием и каким-либо другим методом без письменного разрешения Зоологического института АН России.

ISSN 0206—0477 ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ
СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т. 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 569.742.6:551.791(234.86)

Г. Ф. Барышников

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПЕЩЕРНАЯ ГИЕНА, CROCUTA SPELAEA (CARNIVORA, HYAENIDAE) ИЗ ПАЛЕОЛИТИЧЕСКОЙ ФАУНЫ КРЫМА

Изучены остатки *Crocuta spelaea* из пещерных местонахождений Крыма: Пролом 2, Чокурча, Староселье, Кош-Коба, Киик-Коба, Аджи-Коба, Аювул-Коба. Крымская пещерная гиена по размерам и строению коренных зубов близка к позднеплейстоценовой *C. spelaea* из Средней Европы и Алтая. Для пещерной гиены характерно усиление режущей функции верхнего хищнического зуба, что связано с ее адаптацией к обитанию в умеренных широтах северного полушария.

Обсуждаются проблемы стратиграфической и географической изменчивости *C. spelaea*. По образу жизни пещерная гиена, скорее всего, мало отличалась от современной *C. crocuta* Африки, но была более активным охотником на крупных копытных. Вымирание *C. spelaea* произошло вследствие разрушения и исчезновения комплекса крупных травоядных в бореальных областях Евразии.

1. ВВЕДЕНИЕ

Пещерная гиена, *Crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) — один из наиболее характерных хищников мамонтового биома. Она была распространена в позднем плейстоцене по всей Северной Евразии, за исключением арктической зоны.

Исследователи четвертичной териофауны рассматривают пещерную гиену как самостоятельный вид *C. spelaea* (Верещагин, 1951; Toepfer, 1963; Bonifay, 1971; Барышников, 1981), или же, особенно современные европейские палеозоологи (Kurtén, 1956, 1968b; Argant, 1991; Werdelin, Solounias, 1991), считают ее всего лишь крупным вымершим подвидом пятнистой гиены, *C. crocuta* (Erxleben, 1777), живущей ныне в Африке южнее Сахары.

Вопрос о систематическом статусе пещерной гиены связан с проблемой выяснения ее эволюционной судьбы: происхождения, истории расселения, географической изменчивости, характера

морфологических и экологических адаптаций. Они могут быть определены путем детального анализа ископаемых находок в пределах всей области ее распространения.

Плейстоценовые остатки крокутоидных гиен, представленные преимущественно изолированными зубами и фрагментами верхних и нижних челюстных костей, неоднократно описывались под разными видовыми названиями. Куртен (Kurtén, 1956) объединил их в 2 вида: *Crocuta sivalensis* (Falconer et Cautly, 1868) и *C. crocuta*. В составе последнего он признает 4 подвида, из них один современный: *C. crocuta crocuta, C. c. spelaea, C. c. ultima* (Matsumoto, 1915) и *C. c. ultra* Ewer, 1954.

Недавно из плиоценовой фауны Летоли (Laetoli) в Танзании был выделен новый вид *C. dietrichi*, который считается древнейшим представителем рода и подтверждает африканское происхождение крокутоидных гиен (Petter, Howell, 1989). В филогенетическом отношении авторы описания нового вида видят в нем связующее звено между крокутами и родом *Palinhyaena* из туролия Китая. Тернер (Turner, 1990), однако, считает *C. dietrichi* конспецифичным современному *C. crocuta*.

В последней ревизии системы гиеновых (Werdelin, Solounias, 1991), объем рода *Crocuta* окончательно не определен. В составе рода отмечены 3 вида, но авторы ревизии склонны признать его монотипичным. По их мнению, *C. dietrichi* представляет собой архаичного представителя крокут и должен помещаться у основания эволюционного ствола рода. По уровню развития морфологических признаков с видом из Летоли сходна азиатская *C. sivalensis*. Наиболее близко стоящим к *Crocuta* считается род *Adcrocuta* из валлезия и туролия Европы и Азии.

В мою задачу не входит таксономическая ревизия крокут евразийского плейстоцена. Замечу только, что крокутоидные гиены проникли из Африки в Евразию еще в виллафранке. Эту стадию ранней эволюции рода *Crocuta* представляет на азиатском континенте *C. sivalensis* из верхней сиваликской фауны Индии. Младшими синонимами его должны считаться *C. taliyangari* и *C. pinjorensis*, выделенные Прэсэдом (Prasad, 1968). Логично предполагать независимую от африканских родственников эволюцию евроазиатских крокут, которая привела к появлению во внетропическом поясе Евразии нескольких географических форм.

Одним из вероятных потомков *C. sivalensis* была *C. ultima* из плейстоцена Китая, другим является пещерная гиена, *C. spelaea*. Она известна в Европе и Сибири, начиная с начала среднего плейстоцена. В Европе наиболее древние остатки пещерной гиены происходят из отложений межледниковья кромер — Форест Бед в Англии, Мосбах и Зюссенборн в Германии, Гомбасек в Румынии (Soergel, 1936; Kurtén, 1957, 1962; Bonifay, 1971). Гиены из Мосбаха и Форест Бед сходны по размерам, но гиена из Зюссенборна более мелкая, близка по величине к современной *C. crocuta* (Kurtén, 1962). Последнее обстоятельство послужило основанием

для Зоргеля (Soergel, 1936) предполагать, что крокутоидная гиена среднего плейстоцена Европы стоит ближе к *C. crocuta*, чем к позднеплейстоценовой *C. spelaea*.

Окончательное решение проблемы таксономической позиции *C. spelaea* может дать лишь дальнейшее изучение серийного черепного и скелетного материала или же анализ ДНК, если удастся получить ее из костей, захороненных в вечной мерзлоте Сибири. На данном этапе наших знаний об эволюции гиен вполне допустимо считать *C. spelaea* самостоятельным видом. К нему мной отнесены все плейстоценовые остатки крокут из Европы, Кавказа, Средней Азии и Сибири. К востоку ареал пещерной гиены простирался до Хакасии и Саян (Агеева и др., 1978) и Приморского края. Найдена она и в Ордосе (Sjara-ossogol) в Китае (Colbert, Hooijer, 1953) Возможно, что к виду *C. spelaea* принадлежат также *C. ultima* из Китая и *C. crocuta dorotheae* Kurtén из Палестины.

C. spelaea встречалась в различных ландшафтно-климатических областях умеренного пояса Евразии, условия жизни в которых, безусловно, оказывали влияние на морфологическую и морфометрическую характеристику ее скелета и зубной системы, поэтому важное значение имеет подробная информация о пещерной гиене из разных частей ее обширного ареала, что позволит определить амплитуду и характер ее изменчивости.

В Восточной Европе ископаемые остатки пещерной гиены обычны на юге Русской равнины, в Крыму и на Северном Кавказе. В Крыму они известны из большинства пещерных палеолитических стоянок (Громова, Громов, 1937), но их изучение до сих пор не было проведено.

В настоящей статье впервые дано описание нового материала из мустьерской стоянки в гроте Пролом 2, которая была исследована Ю. Г Колосовым (Институт археологии УАН, Киев). В полевых раскопках на стоянке мне посчастливилось принять участие в 1985 г. Также были использованы крымские сборы по пещерной гиене, хранящиеся в Зоологическом институте РАН (ЗИН) в Санкт-Петербурге.

2. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

Пролом 2. Небольшой грот с обрушившимся козырьком, расположен на левом берегу р. Биюк-Карасу возле селения Пролом (Белогорский р-н) на уровне второй надпойменной террасы. Раскапывался Ю. Г Колосовым в 1981—1982 и 1985 гг. Мощность суглинистых отложений, насыщенных известняковым щебнем, достигает 2.4 м. Выделены 4 культурных слоя мустьерского времени (Колосов, 1986) У западной стенки грота на уровне слоя 2 найдено скопление крупных обломков костей различных животных, преимущественно лошади — «костище».

Кости и зубы пещерной гиены из раскопок 1982 и 1985 гг. распределены следующим образом: слой 4 — 17 остатков (2 взрос-

Таблица 1. **Состав и число костных остатков пещерной гиены (Crocuta spelaea) из грота Пролом 2 (раскопки Ю. Г. Колосова, 1982 и 1985 гг.)**

Table 1. **Bone remains of cave hyena (Crocuta spelaea) from grotto Prolom 2 (excavation of Yu. G. Kolossov, 1982 & 1985)**

Кости	Слой 1	Слой 2	Костище	Слой 3	Слой 4	Траншея	Осыпь	Всего
Фрагменты черепа		11	1	2	1	1		16
Нижняя челюсть		9	6	5	1			21
Зубы молочные:								
резцы			1	2				3
клыки		4		6				10
верхние коренные				3	1			4
нижние коренные		5		2				7
Зубы постоянные:								
резцы	1	22	8	11	1	1	3	47
клыки		16	3	8			2	29
верхние коренные		34	5	5	1		1	46
нижние коренные		20	4	6	2	1	2	35
обломки зубов	5	79	23	31	6		4	148
Позвонки		2		5	1			8
Ребра		1						1
Лопатка		1						1
Плечевая				1				1
Локтевая		2						2
Лучевая		2	3					5
Запястные		1		1				2
Пястные							1	1
Тазовые					1			1
Бедренная		1						1
Коленная чашка		1						1
Большая берцовая			2	1				3
Заплюсневые		1		2				3
Плюсневые				1				1
Обломки трубчатых			2	3				5
Обломки метаподиальных				2	1		1	4
Фаланги		2		8	1			11
Сесамовидные				1				1

лых особи и 1 детеныш), слой 3 — 106 (4 взрослых особи и 3 детеныша), костище — 58 (3 взрослых особи и 1 детеныш), слой 2 — 214 (8 взрослых особи и 2 детеныша), слой 1 — 6 (1 особь), осыпь и траншея — 17 (2 особи); всего 418 костных фрагментов. В материале представлены главным образом обломки верхних и нижних челюстей и изолированные зубы (табл. 1).

Аджи-Коба. Пещера коридорного типа, лежащая у западного края плато Караби-Яйла в 7 км от села Пчелиное (Белогорский р-н). В 1932—1933 гг. пещеру исследовал Г А. Бонч-Осмоловский. Мощность четвертичных отложений составляет 4 м. Представлены слои мустье и верхнего палеолита.

Остатки гиены найдены в мустьерском слое 3 — 1 кость и в верхнепалеолитическом слое 2 — 2 кости и обломки зубов (Громова, Громов, 1937). В коллекции ЗИН (без номера, б/н) имеются

5 обломков зубов из слоя 2 (в том числе фрагмент молочного $D/4$), 1 обломок зуба и четвертая пястная из смешанного слоя 2—3, клык из слоя 3. Еще один клык извлечен с глубины 0.2—1.2 м.

Кош-Коба. Трехкамерная пещера Кош-Коба находится на правом берегу р. Зуя в 2—3 км от селения Курортное (Белогорский р-н). Была исследована в 1923 г. археологом Г А. Бонч-Осмоловским. Вскрыто около 2 м пещерных отложений, в которых прослежены 4 литологических слоя, содержащих немногочисленную кремневую индустрию мустьерского облика (Колосов и др., 1993).

Из пещеры определены 68 остатков гиены от 4 особей (Громова, Громов, 1937). Все они присутствуют в коллекции ЗИН (№ 15977). Имеется, кроме того, около 65 мелких обломков коренных зубов. Молочные зубы не встречены.

Киик-Коба. Этот грот лежит поблизости от пещеры Кош-Коба. Стоянка исследовалась Г А. Бонч-Осмоловским в 1924—1926 гг. Мощность рыхлых отложений в гроте достигала 1.5 м. Выделены 7 литологических слоев, с которыми связаны 2 культурных мустьерских слоя (Колосов и др., 1993).

Из нижнего культурного слоя определена 1 кость гиены, из верхнего слоя — 8 (Громова, Громов, 1937). В коллекции ЗИН (№ 15979) сохранились кубовидная кость из слоя 5 и два молочных зуба ($dC1/$ и $D/4$) из слоя 4.

Чокурча. Мустьерская стоянка в гроте Чокурча находится на восточной окраине г. Симферополь. Раскапывал стоянку в 1928—1931 гг. археолог Н. Л. Эрнст. Мощность четвертичных напластований доходила до 1 м внутри грота и до 4 м на склоне. Мустьерские находки были расчленены на 3 культурных слоя (Колосов и др., 1993).

В суммарном списке определенного материала указаны 4 кости пещерной гиены (Верещагин, Барышников, 1980). Мною изучены из коллекции ЗИН фрагмент правой верхнечелюстной кости с $P2/$—$P/4$ (№ 34387, слой 4, глубина 60—70 см), верхний $P4/$ и обломок правой нижней челюсти с $P/2$—$P/3$ (№ 34401, сборы Г В. Кобозева, июнь 1939 г.) и левая нижнечелюстная кость ювенильной особи (б/н, этикетка 7в/2—1).

Аювул-Коба. В каталоге местонахождений раннего палеолита Крыма (Колосов и др., 1993) эта пещера не упомянута. Судя по этикетке материала, хранящегося в коллекции ЗИН (№ 15978), пещера Аювул-Коба расположена в 1.5 км от селения Бураган в Симферопольском р-не. Сборы костей были произведены Г А. Бонч-Осмоловским в 1923—1930гг. Культурные остатки в пещере не найдены.

Представлены следующие остатки пещерной гиены: левая нижняя челюсть с $P/2$—$M/1$, 3 фрагмента нижних челюстей молодых гиен с молочными зубами, 8 обломков позвонков и ребер, 5 фрагментов метаподий, 4 фаланги.

Старoселье. Представляет собой скальный навес, располо-

женный на правом борту балки Канлы-Дере на окраине Бахчисарая. Стоянку изучал А. А. Формозов в 1952—1956 гг. Разрез пачки отложений в гроте и на входовой площадке имеет глубину более 2 м. Найдены обильные кремневые изделия и кости крупных млекопитающих, преимущественно дикого осла.

В сборах из Староселья отмечены 37 костей гиены от 5 особей (Верещагин, Барышников, 1980). Исследованный мною материал включает изолированный *P*3/, обломки зубов и фрагмент плюсневой (ЗИН 25644) из шурфа 1, а также обломок лучевой кости из раскопа 2 ниже слоя плит (ЗИН 26188).

Для сравнения с крымским материалом была использована коллекция Института систематики и эволюции животных ПАН в Кракове, в которой представлены челюсти и зубы пещерных гиен из четырех пещер Польши: Вержховска Гурна (Wierzchowska Gorna; MF/286/60), Голобец (Golabiec; MF/377/60), Облазова (Oblazowa; MF/340/90) и Рай (Raj; MF/1253/74) Изучены также череп *C. spelaea* из Бинагадов около Баку в Азербайджане (ЗИН 24407), левая нижнечелюстная кость из Красного Яра в Западной Сибири (ЗИН 32752) и изолированные зубы из мустьерской стоянки в Усть-Канской пещере на Алтае (ЗИН 34404).

Были промерены черепа и скелеты современной *C. crocuta* из коллекции ЗИН: 4 черепа из Абиссинии (№№ 5777, 5778, 5782, 10838), 2 черепа из бывшей Британской Восточной Африки (№№ 8245, 8246), 1 череп из бывшей Родезии (№ 5779), 2 черепа с молочными зубами (№№ 1461, 5776), 5 черепов и 4 скелета взрослых животных из зоопарка (№№ 2534, 10813, 11470, 11471, 30875).

3. МЕТОДИКА

При измерении коренных зубов использована схема промеров, предложенная Верделином (Werdelin, 1988, fig. 1). Для резцов и клыков измерялись наибольшая длина и наибольшая ширина, при этом на клыках промеры брались по основанию эмалевого конуса. Номенклатура элементов зубной коронки заимствована из Флинна и Галиано (Flinn, Galiano, 1982, fig. 1), за исключением того, что лезвие метастиля *P*4/ (metastyle blade) названо вслед за Верделином «метастилем».

Приняты следующие сокращения названий промеров зубов: *H* — наибольшая высота короки молочных зубов, на клыках измерялась по лингвальной стороне; *L* — наибольшая переднезадняя длина зуба; *Lm* — длина метастиля на *P*4/; *Lp* — длина паракона на *P*4/, а для *P*2/, *P*/2 и *P*/4 — длина главного бугорка по его основанию; при этом на *P*2 обеих челюстей она бралась от переднего края коронки зуба до поперечной ложбинки, отделяющей главный бугорок от следующего за ним заднего бугорка; *Lt* — длина тригонида на *M*/1; *W* — наибольшая поперечная

ширина зуба; *Wa* — передняя ширина *P4/* на уровне протокона; *Wb* — задняя ширина *P4/* между параконом и метастилем.

Кости посткраниального скелета измерялись по методике фон ден Дриш (von den Driesch, 1976). Использованы следующие обозначения: *BD* — ширина диафиза посередине; *Bd* — ширина дистального отдела; *BG* — ширина суставной впадины лопатки; *Bp* — ширина проксимального отдела; *DD* — передне-задний диаметр диафиза посередине; *Dd* — передне-задний диаметр дистального отдела; *Dp* — передне-задний диаметр проксимального отдела; *GB* — наибольшая ширина; *GD* — наибольший передне-задний диаметр; *GH* — наибольшая высота (длина) таранной кости; *GL* — наибольшая длина; *SD* — наименьшая ширина диафиза.

4. ОПИСАНИЕ

4.1. Молочная зубная система. Из крымских местонахождений Пролом 2, Аювул-Коба, Чокурча и Киик-Коба происходят несколько нижнечелюстных костей детенышей гиены и отдельные молочные зубы.

На челюсти из пещеры Чокурча молочные коренные еще не прорезались, и на их месте имеются небольшие открытые лунки альвеол. Молочные резцы и клыки не сохранились, но они, очевидно, уже функционировали. Аналогичное строение имеет нижняя челюсть гиены из костеносной пещеры на р. Ханхаре в Горном Алтае (ЗИН 14135—5). Судя по развитию альвеол, у *C. spelaea* в нижнем зубном ряду вначале прорезались молочные клыки и резцы, а затем уже молочные коренные, в последовательности от *D/2* к *D/4*. Промеры челюстей (мм): Чокурча, Крым — общая длина 65.8, альвеолярная длина *dC/1—D/4* 24.7, высота перед *D/4* 15.9; Ханхара, Алтай — общая длина 64.8, альвеолярная длина *dC/1—D/4* 26.2, высота в венечном отростке 24.5, высота перед *D/4* 16.4.

Нижнечелюстная кость из пещеры Аювул-Коба обладает полностью прорезавшимися молочными коренными. Вскрытые стенки альвеол позволяют видеть, что в альвеолярных полостях начали формироваться коронки постоянных коренных зубов. Размеры челюсти не отличаются существенно от таковых у современной *C. crocuta* сходного возраста. Промеры (мм): Аювул-Коба — длина *D/2—D/4* 38.2, высота перед *D/4* 20.0; *C. crocuta* (*n*=2), соответственно, 33.5, 38.0 и 20.3, 24.7

Строение молочных резцов, клыков и коренных зубов *C. spelaea* соответствует таковому у *C. crocuta*, но величина их немного больше (табл. 2, 3). *dI3/* с хорошо выраженным эмалевым валиком, идущим по основанию коронки на внутренней и задней стенках. *dI/2* с длинным корнем и слабо расширенной коронкой. Оба резца происходят из слоя 3 в гроте Пролом 2, они заметно крупнее резцов ныне живущей крокуты.

Таблица 2. **Размеры верхних молочных зубов у гиен рода Crocuta**

Table 2. **Measurements (mm) of upper deciduous teeth in Crocuta**

Промеры, мм*		*C. spelaea*				*C. crocuta*	
		Крым; Пролом 2, Киик-Коба				современность, Африка	
		n	lim	$\bar{x}$	σ	*n*	lim
dI3/	*L*	1	5.3			1	3.8
	W	1	3.7			1	3.1
	H	1	5.9			1	5.5
dC1/	*L*	6	6.0—6.5	6.28	0.19	2	6.0, 6.8
	W	7	3.1—5.1	4.50	0.63	2	4.7, 4.5
	H	7	3.7—7.5	6.43	1.49	2	8.6, 7.8
D3/	*L*	2	21.8, 22.8			2	19.8, 20.2
	Lp	4	10.0—11.0	10.47	0.36	2	10.2, 10.2
	Lm	3	6.3—7.8	7.17		2	7.2, 7.3
	Wa	2	11.6, 15.5			2	13.2, 12.1
	Wb	3	5.5—6.3	5.87		2	6.0, 5.0
	H	3	9.7—10.5	10.07		2	9.3, 9.8

* Обозначения промеров в табл. 2—13 даны в главе «Методика».

Таблица 3. **Размеры нижних молочных зубов у гиен рода Crocuta**

Table 3. **Measurements (mm) of lower deciduous teeth in Crocuta**

Промеры, мм		*C. spelaea*							*C. crocuta*	
		Крым, Пролом 2, Киик-Коба, Аювул-Коба				Польша; Голобец, Рай			современность, Африка	
		n	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	*n*	lim
dI/2	*L*	1	2.8						2	2.2, 2.2
	W	1	2.4						2	2.4, 2.5
	H	1	3.9						2	2.9, 2.4
dC/1	*L*	6	6.0—7.2	6.80	0.40	1	8.4		2	5.6, 7.4
	W	6	3.9—4.4	4.03	0.17	1	5.3		2	4.9, 4.5
	H	5	4.2—8.7	6.46	1.53	1	8.0		2	9.3, 6.8
D/2	*L*	3	9.4—10.2	9.73		2	8.6, 9.9		2	9.3, 9.3
	W	3	5.1—5.5	5.30		2	5.4, 5.4		2	4.9, 5.0
	H	3	5.2—6.9	6.33		1	6.3		2	6.3, 5.8
D/3	*L*	3	13.0—13.8	13.27		3	12.0—14.4	13.57	2	13.4, 14.4
	Lp	3	6.2—8.2	7.40		2	7.8, 8.8		2	6.9, 7.0
	W	3	6.2—8.2	6.93		3	6.0—7.2	6.57	2	7.2, 6.5
	H	3	7.8—10.8	9.53		1	8.6		2	8.1, 9.5
D/4	*L*	5	18.1—19.5	18.94	0.52				2	17.8, 18.9
	Lt	5	14.7 15.7	15.12	0.40				2	14.2, 14.5
	W	5	7.2—8.1	7.78	0.31				2	6.0, 6.6
	H	5	9.7—10.7	10.22	0.35				2	8.2, 9.4

Молочные клыки по длине не отличаются от таковых из пещеры Жерд (Gerde) в северных Пиренеях (Clot, 1980), но ширина их в среднем немного меньше. Коронки клыков заметно разнятся по степени стертости и, как следствие этого, по высоте. Вдоль основания коронки проходит по внутреннему краю эмалевый валик, сильнее развитый на нижних клыках (рис. 1).

Все найденные на крымских стоянках молочные клыки имеют цельные или обломанные корни, но без следов резорбции их, часто наблюдаемой на молочных клыках пещерного медведя (*Spelearctos spelaeus*), весьма обычных в пещерных отложениях Крыма. Это объясняется, очевидно, длительным функционированием у *C. spelaea* молочных клыков. Смена их на постоянные клыки могла происходить уже в то время, когда детеныши гиены покинули скальное убежище, где они появились на свет.

Верхние молочные коренные представлены только *D*3/ из стоянки Пролом 2 (слои 3 и 4). Это обычного строения хищнический зуб с парастилем «А», крупным парастилем «В», лезвиевидным метастилем и одновершинным протоконом, расположенном на уровне вершины паракона. Все изученные образцы несут на лингвальной стороне фасетки стирания, аналогичные таковым на *P*4/ Корней 3.

D/2 — простой одноконусный зуб, с острой вершиной и отходящими от нее вперед и назад продольными гребнями. Задняя часть коронки расширена. На обоих имеющихся экземплярах из Пролома 2 (слои 2 и 3) отсутствует задний зубчик, лежащий за главным бугорком. Он едва обозначен на зубе из пещеры Аювул-Коба, но хорошо выражен на обоих изученных образцах современной *C. crocuta*. Корней 2, широко расставленных, из них задний корень заметно толще.

Три экземпляра *D*/3 найдены в слое 2 грота Пролом 2. Два из них обычного строения: коронка зуба узкая, несет передний и задний добавочные бугорки; главный бугорок высокий, с режущими килями. Третий экземпляр заметно шире, особенно в переднем отделе, его передний бугорок смещен лингвально и гораздо массивнее. Варьирование в строении переднего отдела *D*/3 связано, очевидно, с тем, что этот отдел зуба не играет существенной роли в процессе обработки корма. Корней 2, примерно равных по величине.

D/4 имеет режущие параконид и протоконид (рис. 1). Метаконид отсутствует, на его месте находится лишь небольшое утолщение эмали в виде вертикальной острой грани. Талонид относительно немного короче, чем у современной крокуты. На него с протоконида спускается эмалевый тяж, достигающий валика, проходящего по краю талонида. Строение последнего варьирует: у 1 экз. на талониде имеются 2 бугорка, на 4 экз. бугорки отсутствуют, а задний край талонида приподнят в виде поперечного гребня, на котором различаются две сближенных вершинки. У изученных зубов современной *C. crocuta* бугорков на талониде нет,

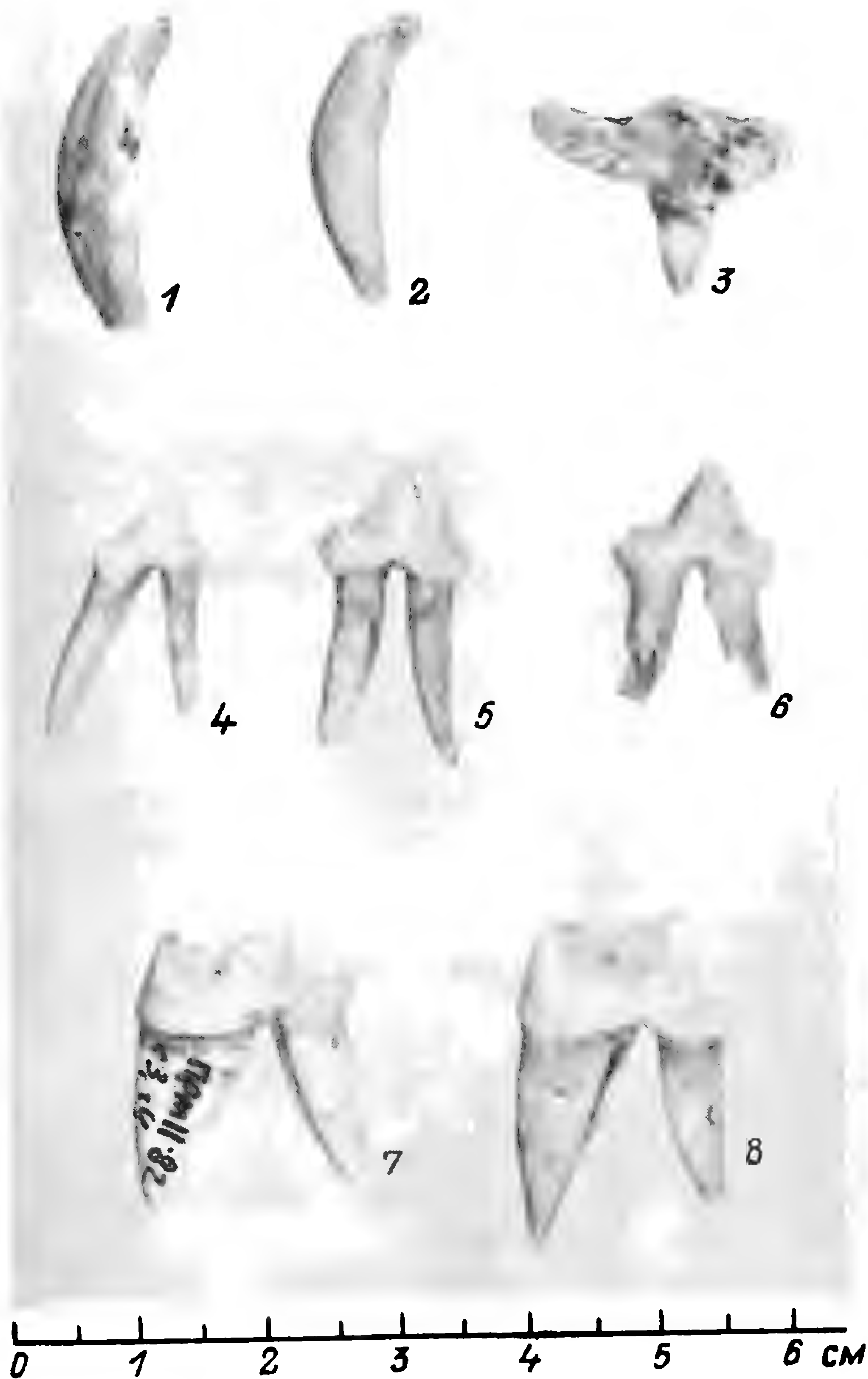


Рис. 1. Верхние (*1—3*) и нижние (*4—8*) молочные зубы пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грота Пролом 2. Слой 2 (*3—5, 7*) и слой 3 (*1—3, 6*):

*dC*1/, правые (*1, 2*); *D*3/, правый (*3*); *D*/2, правый (*4*); *D*/3, правый (*5*) и левый (*6*); *D*/4, левый (*7*) и правый (*8*)

Вид с буккальной (*4, 5, 7*) и лингвальной (*1, 2, 6, 8*) сторон и со стороны жевательной поверхности (*3*)

Fig. 1. Deciduous teeth of *Crocuta spelaea* from grotto Prolom 2. Layer 2 (*3—5, 7*) and layer 3 (*1—3, 6*):

*dC*1/, right (*1, 2*); *D*3/, right (*3*); *D*/2, right (*4*); *D*/3, right (*5*) and left (*5*); *D*/4, left (*7*) and right (*8*)

Buccal (*4, 5, 7*), lingual (*1, 2, 6, 8*) and occlusal (*3*) views

но его задний гребень несет две широко расставленных вершинки. Варьирование в числе и форме бугорков на талониде *D*/4 неоднократно отмечалось для рода *Crocuta* (см. Ehrenberg, 1938; Qui, 1987). Фасетки стирания почти не выражены на образцах из Пролом 2 (слои 2 и 3) и из пещеры Аювул-Коба, но хорошо заметны на буккальной стенке *D*/4 из грота Киик-Коба.

Сравнение молочных коренных плейстоценовых крокут из разных регионов Европы показало, что они близки по величине. Сходные с крымской гиеной размеры молочных зубов имеют *C. spelaea* из пещер Голобец и Рай в Польше (см. табл. 2, 3), из позднеплейстоценовых местонахождений Бургундии и Пиренеев во Франции (Clot, 1980; Argant, 1991), а также *C. spelaea intermedia* (de Serres, 1828) из миндель-рисса французского грота Лунель-Вьель (Bonifay, 1971).

4.2. Постоянная зубная система. *Резцы.* Для *I*1/ и *I*2/ пещерной крокуты характерны заметное превышение длины зуба над его шириной, а также сильное развитие воротничка на внутренней стороне коронки (рис. 2). Воротничок имеет вид двух расходящихся валиков, которые заканчиваются острыми вершинками, приподнятыми над задней стенкой главного конуса. При этом на *I*1/ валики более сближены, чем на *I*2/ По обеим сторонам главного конуса расположены небольшие зубчики.

*I*3/ клыкообразной формы и значительно крупнее других верхних резцов. Вершина зуба отклонена назад. По внутренней стороне у основания коронки проходит мощный эмалевый гребень. Корень массивный, несколько уплощенный с внутренней стороны. Образцы из Пролома 2 принадлежали животным разного возраста. Фасетки стирания на них варьируют от совсем небольших, расположенных на вершине, до обширных, достигающих по задне-наружному краю зуба его корня.

I/1, *I*/2 и *I*/3 более длинные, чем широкие. Коронки резцов асимметричны из-за небольшого зубца, расположенного на наружной стороне главного конуса. Внутренние резцы слабо приострены, но *I*/3 имеет острую вершину. *I*/3 крупнее других нижних резцов, на его заднем крае у основания коронки имеется воротничок в виде вздутия эмали.

По своему строению резцы плейстоценовой гиены не отличаются от резцов современной *C. crocuta*, но значительно крупнее последних. Размеры резцов из пещерных местонахождений Крыма и Польши оказались сходными (табл. 4).

Клыки. Пещерная гиена имела сравнительно некрупные клыки. По высоте коронки они сопоставимы с клыками волка (*Canis lupus* L.), но значительно массивнее их. Высота коронки *C*1/ по внешней стенке приблизительно равна высоте корня, у *C*/1 высота коронки заметно меньше (см. рис. 2).

Верхний клык *C*1/ имеет режущую заднюю грань. Вдоль внутренне-переднего края коронки проходит вертикальный острый гребень. Поверхность между обеими эмалевыми ребрами упло-



Рис. 2. Верхние (*1—5, 7—8*) и нижние (*6, 9—10*) резцы и клыки пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грота Пролом 2. Слой 1 (*6*) и слой 2 (*1—5, 7—10*):
*I*1/, левый (*1*); *I*2/ правый (*2*) и левый (*3*); *I*3/, левый (*4*) и правый (*5*); *I*/3, правый (*6*); *C*1/, левый (*7*) и правый (*8*); *C*/1, левый (*9*) и правый (*10*).

Вид с латеральной (*1, 3, 4, 6*) медиальной (*2, 5*), буккальной (*8—9*) и лингвальной (*7, 10*) сторон

Fig. 2. Incisors and canines of *Crocuta spelaea* from grotto Prolom 2. Layer 1 (*6*) and layer 2 (*1—5, 7—10*):
*I*1/, left (*1*); *I*2/, right (*2*) and left (*3*); *I*3/, left (*4*) and right (*5*); *I*/3, right (*6*); *C*1/, left (*7*) and right (*8*); *C*/1, left (*9*) and right (*10*).

Lateral (*1, 3, 4, 6*), medial (*2, 5*), buccal (*8—9*) and lingual (*7, 10*) views

щена. На нижнем *C*/1 вертикальные режущие грани также хорошо выражены, но они более сближены друг с другом, и разделяющая их поверхность коронки менее уплощена.

Клыки стерты в разной степени. Так, в слое 2 в гроте Пролом 2 найден клык без следов изнашивания коронки, и несколько зубов, коронка которых стерта более чем на половину своей высоты. Фасетка стирания вначале затрагивает только вершины клыков

Таблица 4. **Размеры резцов у гиен рода Crocuta**

Table 4. **Measurements (mm) of incisors in Crocuta**

Промеры, мм		*C. spelaea*								*C. crocuta*			
		Крым; Пролом 2, Кош-Коба, Аювул-Коба				Польша; Голобец, Облазова, Рай				современность, Африка			
		n	lim	$\bar{x}$	σ	*n*	lim	*x*	σ	*n*	lim	$\bar{x}$	σ
*I*1/	*L*	10	7.2—8.5	8.03	0.41					9	6.0—8.0	6.71	0.53
	W	10	4.4—6.0	5.30	0.43					9	4.2—5.3	4.84	0.38
*I*2/	*L*	16	8.2—11.3	9.88	0.85	1	9.0			10	7.0—9.4	8.38	0.82
	W	16	6.3—7.9	7.04	0.40	1	6.2			10	4.6—7.1	6.00	0.76
*I*3/	*L*	19	10.7—15.1	13.14	1.28	14	11.4—14.7	13.35	0.90	9	10.4—14.0	11.71	1.28
	W	19	7.6—11.8	10.10	1.01	14	9.7—12.1	10.56	0.63	9	8.1—10.4	9.24	0.77
I/1	*L*	1	7.2							10	4.7—5.9	5.29	0.34
	W	1	3.7							10	2.9—4.3	3.51	0.35
I/2	*L*	3	7.2—9.0	8.10		2	6.7, 7.4			11	5.8—7.5	6.85	0.50
	W	3	5.1—5.8	5.57		2	3.0, 3.7			11	4.3—5.4	4.73	0.37
I/3	*L*	11	7.4—11.1	9.12	1.19	1	8.4			10	7.3—8.7	7.95	0.43
	W	11	6.7—10.0	8.04	1.13	1	9.1			10	7.0—9.1	7.86	0.62

Таблица 5. **Размеры клыков у гиен рода Crocuta**

Table 5. **Measurements (mm) of canines in Crocuta**

Промеры, мм	*C. spelaea*								*C. crocuta*			
	Крым; Пролом 2, Кош-Коба, Аджи-Коба, Аювул-Коба				Польша, Вержховска Гурна, Рай, Голобец, Облазова				современность, Африка			
	n	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	σ
*C*1/ *L*	17	15.1—19.5	16.99	1.15	15	14.7—22.5	17.93	1.71	10	15.0—18.0	15.88	0.96
W	17	12.4—15.1	13.39	0.71	15	11.9—15.4	13.75	0.94	10	10.8—12.4	11.56	0.53
C/1 *L*	20	14.5—19.1	17.08	1.07	25	15.4—19.7	16.97	1.00	11	13.6—16.6	14.92	0.90
W	22	12.5—15.8	13.97	0.71	25	13.0—15.8	14.03	0.75	11	10.9—12.2	11.66	0.46

и расположена горизонтально, но по мере стачивания зуба она все больше распространяется на заднюю стенку коронки и приобретает наклонное положение.

По величине клыки крымской гиены очень близки к таковым у *C. spelaea* из пещер Польши и Франции (Clot, 1980; Argant, 1991), но они значительно крупнее клыков современной африканской пятнистой гиены (табл. 5). Единственный *C*1/ из Усть-Канской пещеры на Алтае имеет обычную для *C. spelaea* величину (L=18.1, W=13.8 мм).

Верхние коренные зубы. В материале представлены все верхние предкоренные зубы, наиболее многочислен *P3*/ (рис. 3).

*P*1/ одновершинный, с округлой в плане коронкой. Корень 1. По длине ископаемые зубы близки к таковым современной *C. crocuta*, но ширина их заметно больше, т. е. коронка *P*1/ у крымской гиены более округлая. Аналогичные размеры и пропорции *P*1/ характерны для *C. spelaea* из Франции (Clot, 1980) и Усть-

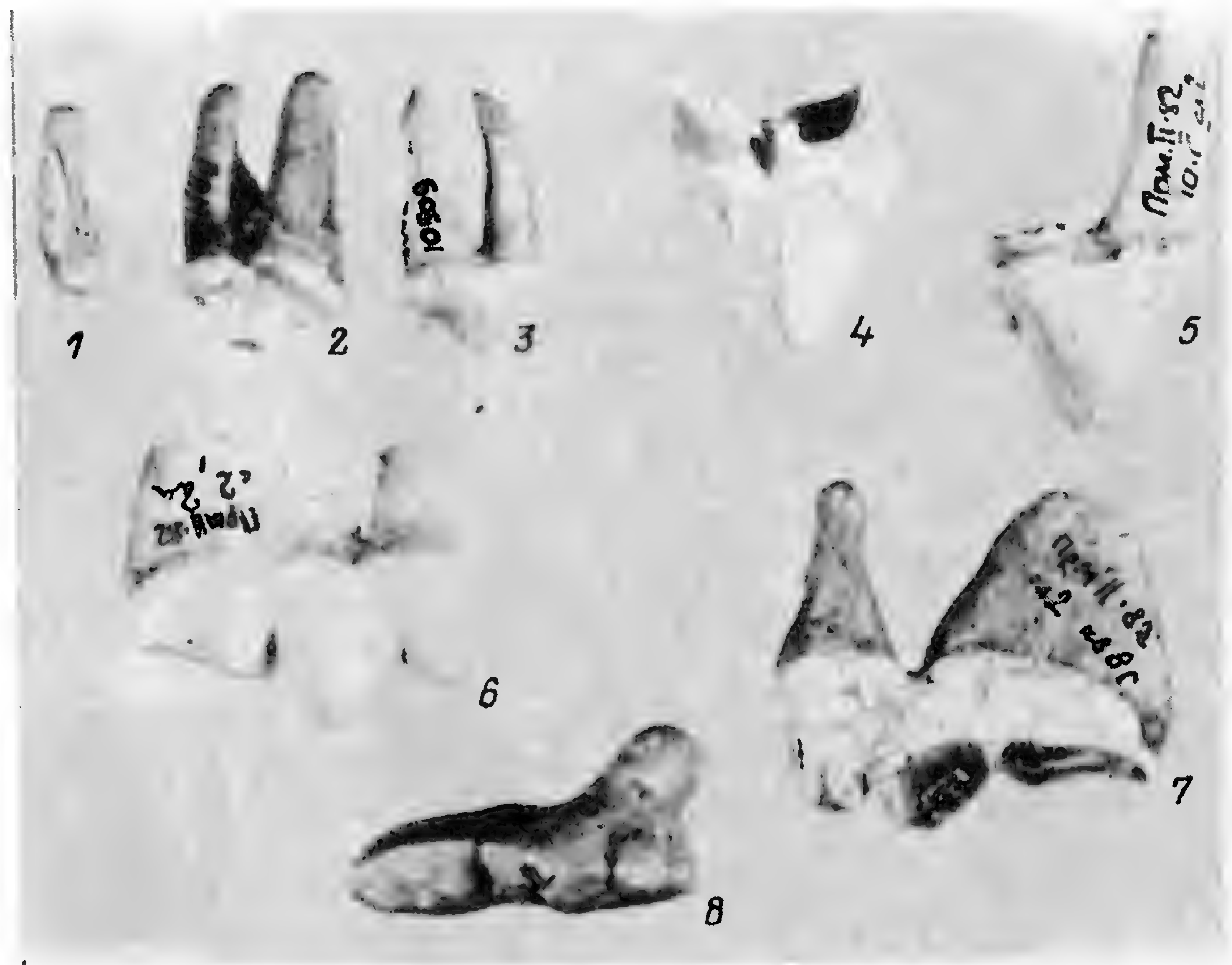


Рис. 3. Верхние коренные зубы пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грота Пролом 2. Слой 2 (*1—8*):

*P*1/, правый (*1*); *P*2/, правые (*2—3*); *P*3/, правые (*4, 5*); *P*4/, правые (*6, 7*) и левый (*8*). Вид спереди (*1*), с буккальной (*3, 5—6*) и лингвальной (*2, 4, 7*) сторон и со стороны жевательной поверхности (*8*)

Fig. 3. Upper cheek teeth of *Crocuta spelaea* from grotto Prolom 2. Layer 2 (*1—8*):

*P*1/ right (*1*); *P*2/, right (*2—3*); *P*3/, right (*4, 5*); *P*4/, right (*6, 7*) and left (*8*). Frontal (*1*), buccal (*3, 5—6*), lingual (*2, 4, 7*) and occlusal (*8*) views

Канской пещеры (L=8.0, W=8.5 мм). У пещерной гиены из Азербайджана (Бинагады) этот зуб невелик, умеренно широкий (L=7.1, W=6.7 мм).

Поскольку другие верхние коренные зубы у пещерной гиены значительно длиннее, чем у *C. crocuta* (табл. 6), можно считать, что современная крокута обладает относительно крупным *P*1/, превышающим в среднем половину длины *P*2/.

При окклюзии зуб не достигает нижнего *P*/2, но его вершина нередко несет следы изнашивания.

*P*2/ с умеренно высоким главным бугорком, передний киль которого отогнут лингвально. Меньший дополнительный бугорок лежит непосредственно позади главного. На лингвальной стороне коронки хорошо развит цингулюм. Зуб расширен в задней части. Корней 2.

Размеры *P*2/ в выборке из Крыма обычные для этих зубов у пещерной гиены позднего плейстоцена Европы (Clot, 1980; Argant, 1991) и Алтая (Усть-Канская пещера; L=18.7, Lp=15.8, W=12.0 мм). У подвида *C. spelaea praespelaea* Schütt из начала среднего плейстоцена (Мосбах) они несколько больше (Schütt, 1971). Бинагадинская гиена имеет *P*2/ меньшей величины (L=15.4, W=11.4 мм) и этим похожа на *C. spelaea intermedia* (Bonifay, 1971).

Поскольку коронка *P*2/ заметно ниже коронок последующих верхних коренных, она в меньшей степени затрагивается процессом стирания. Обычно стачивается только вершина главного бугорка, но иногда и вершина заднего зубца.

*P*3/ конусовидный, существенно крупнее обоих передних премоляров. Высота зуба равна его длине. Главный бугорок высокий, островершинный; его передний киль не доходит до вершины и смещен на лингвальную сторону конуса; задний гребень четкий, заостренный. Основание коронки окаймляет цингулюм, лучше выраженный на ее лингвальной стороне. Позади главного бугорка цингулюм приподнят и образует небольшой зубец (см. рис. 3). Корней 2, равной массивности.

Значения длины и ширины *P*3/ у крымской гиены сходны с показателями *C. spelaea* из позднего плейстоцена Франции и Польши, но среднеплейстоценовые подвиды *C. spelaea praespelaea* из Мосбаха и Фойгтштедта в Германии и *C. spelaea petralone* Kurtén из пещеры Петралона в Греции были крупнее (Schütt, 1971; Kurtén, 1986). Пещерная гиена из Усть-Канской пещеры (L=23.9, 24.5; W=18.5, 18.5 мм) по промерам этого зуба похожа на *C. spelaea,* а бинагадинская гиена (L=21.9, W=16.7 мм) — на современную *C. crocuta.* Единственный промеренный *P*3/ из Понте Молла, Италия (коллекция Института геологии и палеонтологии в Риме (ИГП), № 1175) не отличается по величине от зубов из крымского материала (L=23.9, LP=20.8, W=16.0 мм).

Индекс гипсодонтности (отношение высоты зуба, измеренного по наружной стенки, к его длине) для нестертых и слабостертых

Таблица 6. **Размеры верхних коренных зубов у гиен рода Crocuta**

Table 6. **Measurements (mm) of upper cheek teeth in Crocuta**

Промеры, мм		*C. spelaea*								*C. crocuta*			
		Крым: Пролом 2, Кош-Коба, Чокурча, Аювул-Коба				Польша, Вержховска Гурна, Голобец, Рай				современность, Африка			
		n	lim	$\bar{x}$	σ	*n*	*lim*	$\bar{x}$	σ	*n*	lim	$\bar{x}$	σ
*P*1/	*L*	10	6.9—8.7	7.80	0.64					12	6.1—9.3	7.50	0.91
	W	10	6.7—8.8	7.67	0.57					12	6.0—8.0	6.78	0.58
*P*2/	*L*	16	15.8—19.8	17.34	1.08					12	12.0—16.1	14.62	1.12
	Lp	16	12.7—15.0	13.71	0.65					12	9.0—13.1	11.80	1.17
	W	16	12.0—14.8	13.13	0.89					12	9.5—12.7	11.32	0.96
*P*3/	*L*	25	21.5—26.5	24.28	1.14	12	23.0—26.7	24.87	0.96	11	20.2—23.5	21.37	0.99
	W	24	17.0—19.8	18.21	0.70	12	17.3—19.6	18.47	0.77	12	15.5—18.5	16.41	0.87
*P*4/	*L*	20	37.5—43.9	40.00	1.79	8	38.8—42.1	40.55	1.09	12	33.8—39.4	35.32	1.50
	Lp	22	12.8—15.3	14.46	0.64					12	11.6—13.5	12.55	0.61
	Lm	22	15.1—18.9	16.66	0.94	9	16.3—19.4	18.01	0.91	12	13.4—17.2	14.67	1.14
	Wa	16	20.4—24.2	22.14	1.14	15	20.0—24.9	22.69	1.47	12	18.2—21.7	19.42	1.04
	Wb	20	12.0—14.4	13.26	0.65	9	11.0—12.9	12.43	0.59	12	10.4—12.6	11.12	0.65

P3/ из грота Пролом 2 (97.2—101.1—104.5%, $n=6$) обычен для *C. spelaea*, и, в частности, равен среднему значению его в выборке из пещеры Жерд во Франции (Clot, 1980). В тоже время для *C. ultima* из плейстоцена Китая типична более высокая степень гипсодонтии этого премоляра (Kurtén, 1956)

Большинство экземпляров *P3/* в крымском материале затронуто в разной степени процессом стирания. Этот зуб, играющий важную роль при дроблении костей, имеет горизонтально расположенную фасетку стирания, площадь которой возрастает по мере снашивания коронки. У наиболее стертых образцов часто появляются дополнительные, более мелкие фасетки стирания, расположенные на лингвальном цингулюме. В гроте Пролом 2 зубы разной степени изношенности распределены следующим образом: 1) нестертые: слой 2 — 3; 2) слабо стертые: слой 2 — 4, слой 3 — 3, осыпь — 1; 3) средне стертые: слой 2 — 3, осыпь — 1; 4) сильно стертые (более чем на половину высоты главного бугорка); слой 2 — 4.

P4/ — хищнический зуб с крупными парастилем и параконом и длинным режущим лезвиевидным метастилем. Задний край последнего отогнут буккально. Протоконовый выступ крупный, одновершинный. На 9 из 14 экз. он заходит вперед за передний край парастиля (у современной *C. crocuta* заходит реже, в 3 случаях из 12). Слабый цингулюм развит на лингвальной стенке заднего отдела коронки. На буккальной стороне он образует небольшое утолщение у основания парастиля. Корней 3; задний значительно длиннее, передние поддерживают парастиль и протокон.

Общие размеры *P4/* у пещерной гиены Крыма близки к таковым гиены Польши (рис. 4), но средние значения длины и ширины метастиля в крымской выборке оказались достоверно меньшими (соответственно $t=3.43$ и $t=3.98$, $P<0.001$). Более длинный верхний хищнический зуб имела *C. spelaea* из верхнеплейстоценового местонахождения Рипа (Ripa) в Румынии (Coloman, 1978).

У гиен из межледниковых фаун: миндель-рисской (Лунель—Вьель; см. Bonifay, 1971) и рисс-вюрмской (Бинагады; $L=36.6$, $Lp=12.9$, $Lt=14.9$, $Wa=18.5$, $Wb=11.6$ мм), длина *P4/* заметно меньше. Небольшие размеры *P4/* характерны также для подвида *C. crocuta dorotheae* Kurtén из вюрма Палестины (Kurtén, 1965).

C. dietrichi из Танзании и *C. sivalensis* из Индии характеризуются значительно более коротким *P4/*, а китайская *C. ultima,* напротив, более длинным (Kurtén, 1956; Petter, Howell, 1989).

Индекс длины метакона (к общей длине *P4/*) у крымской гиены (40.1—42.41—44.9%, $n=20$) меньше такового позднеплейстоценовой *C. spelaea* Франции и Германии (Clot, 1980) и позднеплейстоценовой *C. crocuta dorotheae* Палестины (Kurtén, 1965), но в тоже время превышает средние значения индексов у современной *C. crocuta* (38.9—41.50—44.6%, $n=12$) и среднеплейстоценовой

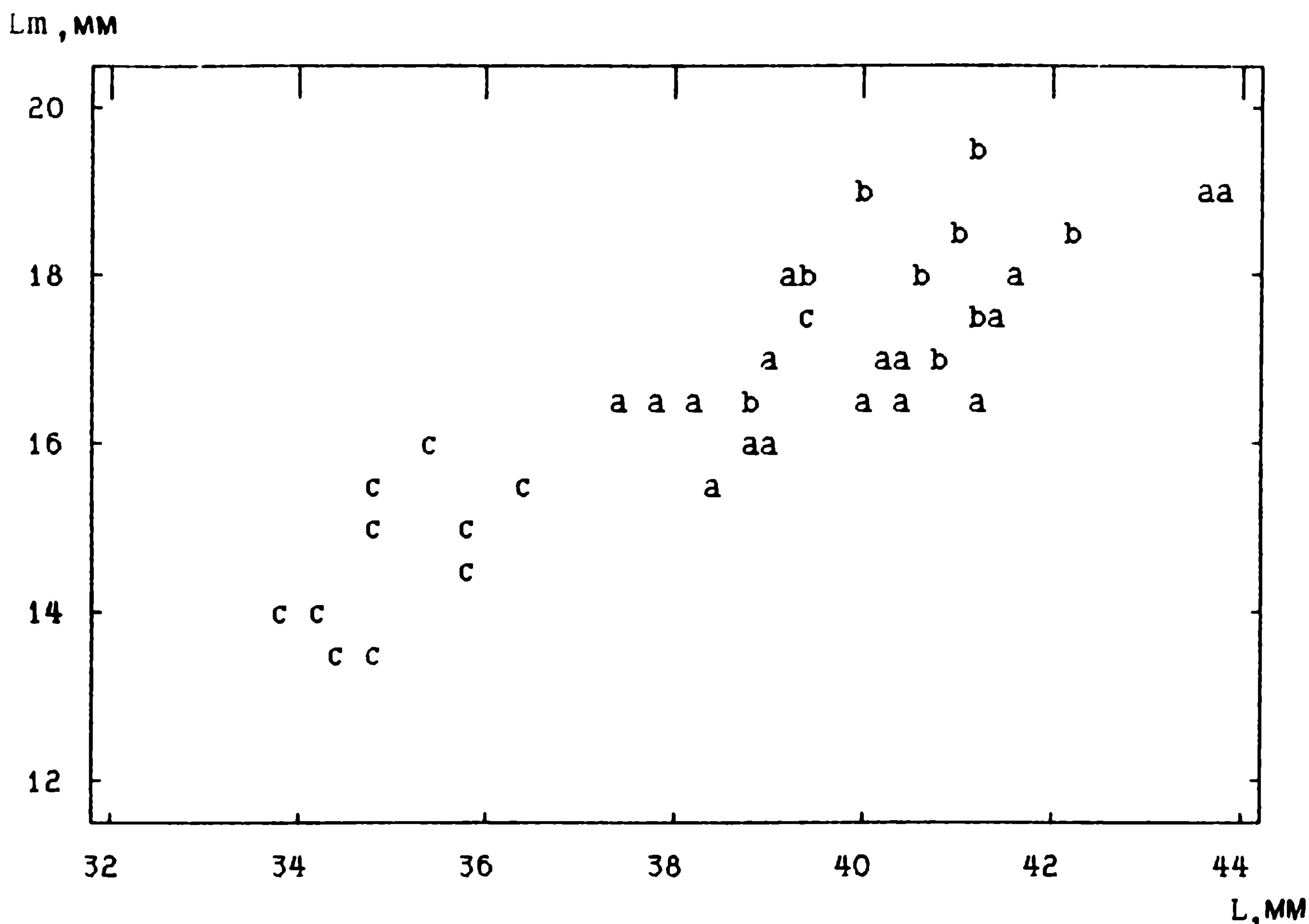


Рис. 4. Соотношение наибольшей длины верхнего хищнического зуба *P*4/ (*L*) и длины его метастиля (*Lm*) у гиен рода *Crocuta*:

C. spelaea, Крым (*a*) и Польша (*b*); *C. crocuta*, современность (*c*)

Fig. 4. Correlation of greatest length of upper carnassial *P*4/ (*L*) and length of metastyle (*Lm*) in the genus *Crocuta*:

C. spelaea, Crimea (*a*) and Poland (*b*); *C.* Recent (*c*)

C. spelaea praespelaea (Schütt, 1971). К последнему подвиду по относительной длине метакона близок череп *C. spelaea* с р. Казанки, среднеплейстоценовая волжская фауна (Аверьянов и др., 1992). У пещерной гиены из Бинагадов данный индекс также невысок (40.7%).

Отмеченные различия обусловлены, в первую очередь, палеоэкологическими причинами. Увеличение относительной длины метастиля *P*4/ у *C. spelaea* могло определятся адаптацией ее к жизни в умеренных широтах Евразии, потребовавшей усиления режущей функции зубного аппарата.

Подвид *C. crocuta capensis* Broom из раннего плейстоцена Южной Африки (Кромдраай в Трансваале) по индексу относительной длины метастиля (44.7%) близок к *C. spelaea* (Ewer, 1953), однако длина *P*4/ южноафриканской гиены меньше суммарной длины *P*2/—*P*3/, что характерно для архаичных крокут (*C. dietrichi, C. sivalensis*). Увеличение относительной длины метастиля у *C. crocuta capensis* и у *C. spelaea* показывает пример параллельного преобразования зубного аппарата, независимо происходившего в разных линиях крокутоидных гиен.

Об активной работе *P*4/ у крымской гиены свидетельствуют

фасетки стирания в области паракона и метастиля с лингвальной стороны (см. рис. 3). Они расположены наискось к вертикальной оси зуба и обеспечивают механизм его самозатачивания при взаимодействии с хищническим зубом нижней челюсти. На стертых экземплярах фасетки стирания достигают уровня лингвального цингулюма, а также распространяются на парастиль и протокон. Внутри фасеток хорошо видны вертикальные косые полосы, образующиеся при разрезании мясной пищи.

Нижние коренные зубы. Встречены все нижние коренные зубы приблизительно в равном количестве (рис. 5).



Рис. 5. Нижние коренные зубы пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грота Пролом 2. Слой 2 (*1—2, 4—6, 8*) и костище (*3, 7*):
P/2, (*5*) и правый (*6*); *P*/3, левые (*1, 2*); *P*/4, правые (*3, 4*); *M*/1, левый (*7*) и правый (*8*) Вид с буккальной (*1, 3, 6—7*) и лингвальной (*2, 4, 5, 8*) сторон

Fig. 5. Lower cheek teeth of *Crocuta spelaea* from grotto Prolom 2. Layer 2 (*1—2, 4—6, 8*) and «kostische» (*3, 7*):
P/2, left (*5*) and right (*6*); *P*/3, left (*1, 2*); *P*/4, right (*3, 4*); *M*/1, left (*7*) and right (*8*) Buccal (*1, 3, 6—7*) and lingual (*2, 4, 5, 8*) views

P/2 имеет главную вершину с острыми килями, при этом передний не отклонен лингвально. Перед ним обычно расположен маленький передний бугорок. Другой, более крупный дополнительный зубец лежит позади главного бугорка. Цингулид лучше выражен на лингвальном крае зуба. Коронка зуба расширена в заднем отделе. Корней 2, задний крупнее.

Размеры *P*/2 крымской гиены обычны для *C. spelaea*, например, для выборок из Польши (табл. 7) и Франции (Clot, 1980). Зуб на челюсти из Красного Яра в Западной Сибири имеет сходную величину (L=16.9, Lp=12.2, W=13.2 мм), а единственный экземпляр из Усть-Канской пещеры на Алтае (L=18.3, Lp=12.5, W=12.8 мм) немного длиннее. Как и на других нижних коренных, средние значения промеров *P*/2 пещерной гиены превышают аналогичные параметры у *C. crocuta*.

Зуб обычно не несет следов стирания, но на челюстях старых особей главная вершинка бывает сточенной.

P/3 — высокий конический зуб, его высота приблизительно равна длине. Зуб похож на *P*3/, но менее массивен, передний киль главного бугорка менее смещен лингвально, прецингулид развит слабо. Позади главного бугорка цингулид приподнят и образует зубец. Корней 2, равной массивности.

По длине и ширине зубы в крымской выборке не отличаются от *P*/3 гиены из пещер Польши, но несколько короче зубов из позднеплейстоценовых местонахождений Франции и Германии (Clot, 1980). Промеры *P*/3 из Красного Яра (L=23.3, W=17.8 мм) соответствуют максимальным значениям их у гиены из палеолита Крыма.

Стачивание *P*/3 начинается с появления небольшой эрозионной фасетки на его вершине. По мере изнашивания зуба площадь фасетки возрастает, а высота главного конуса уменьшается почти до половины от первоначальной.

P/4 обладает главным бугорком с острыми передним и задним килями. Впереди него находится маленький зубец, а позади лежит небольшой задний бугорок, отделенный от заднего края коронки поперечным валиком постцингулида. Последний заходит на лингвальную сторону зуба, формируя широкий «талонид» (см. рис. 5). Корней 2, равных по величине.

Длина *P*/4 у крымской гиены аналогична таковой у пещерной гиены Франции и Германии (Clot, 1980), но несколько меньше, чем у гиены из Польши (t=2.54, P<0.05) и местонахождения Жерд в северных Пиренеях (t=3.22, P<0.01). Зуб на челюсти из Красного Яра немного крупнее (L=24.5, Lp=13.0, W=15.7 мм) так же, как и изолированный *P*/4 из грота Фоссельбон в Италии (колл. ИГП, № 1951) (L=24.5, Lp=14.7, W=15.8 мм). Индекс соотношения средних значений длины *P*/4 и *M*/1 у гиены из Крыма меньше, чем тот же индекс у *C. spelaea* из Польши и у современной *C. crocuta*.

Стирание коронки *P*/4 начинается с вершины главного бугорка,

Таблица 7. Размеры нижних коренных зубов у гиен рода Crocuta

Table 7. Measurements (mm) of lower cheek teeth in Crocuta

Промеры, мм	*C. spelaea*								*C. crocuta*			
	Крым; Пролом 2, Кош-Коба, Аювул-Коба				Польша; Вержховска Гурна, Рай, Голобец, Облазова				современность, Африка			
	n	lim	$\bar{x}$	σ	*n*	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	σ
P/2 L	22	14.9—18.0	16.63	0.81	12	14.9—18.1	16.67	0.83	12	12.3—16.3	14.25	1.17
Lp	22	11.0—14.5	12.45	0.83					12	9.4—12.1	10.64	0.85
W	22	10.6—14.3	12.39	0.97	12	11.4—13.3	12.25	0.58	12	8.8—12.1	10.16	0.94
P/3 L	20	21.0—23.4	22.00	0.79	19	20.1—24.4	22.39	1.25	12	18.7—21.7	19.98	0.92
W	20	14.8—18.2	16.36	0.74	19	14.1—18.8	16.32	0.99	12	13.8—15.7	14.35	0.59
P/4 L	22	22.0—26.2	23.54	1.06	16	22.2—26.3	24.46	1.11	12	20.1—23.0	21.83	0.82
Lp	22	12.3—15.2	13.47	0.76	16	13.1—17.0	14.06	1.00	12	10.7—12.6	11.53	0.61
W	23	13.7—17.3	14.81	0.98	16	14.3—16.7	15.40	0.68	12	11.6—14.9	12.64	0.90
M/1 L	11	29.4—34.2	31.38	1.63	16	29.7—33.7	31.83	1.44	12	24.5—32.6	27.72	2.07
Lt	11	27.0—31.3	28.68	1.40	6	28.0—30.4	29.00	0.97	12	22.3—29.3	25.37	1.71
W	13	12.7—15.5	13.82	0.90	16	12.2—14.6	13.91	0.63	12	10.8—14.1	11.73	0.84

затем абразивный процесс распространяется на задний бугорок и, в последнюю очередь, на вершину переднего зубца и задненаружный край коронки. По степени стертости зубы распределены на стоянке Пролом 2 так: 1) нестертые: слой 2 — 1, костище — 1, траншея — 1; 2) слабо стертые: слой 2 — 6, костище — 2, слой 3 — 2; 3) средне стертые: слой 4 — 2; 4) сильно стертые: слой 2 — 1, костище — 1.

Нижний хищнический зуб *M*/1 крупный, с режущими параконидом и протоконидом, которые примерно равны по высоте. С задней стенки протоконида на талонид спускается гребень. Цингулид на переднем крае зуба имеет вид высокого пояска, иногда с острым верхним краем. Далее он тянется вдоль основания коронки с лингвальной стороны в виде узкой ленты до талонида, образуя на заднем крае его приподнятый поперечный гребень (в одном случае с 2 вершинами). Корней 2, передний значительно крупнее.

Метаконид отсутствует (см. рис. 5). На одном *M*/1 из слоя 2 в гроте Пролом 2 и на челюсти из Красного Яра на месте метаконида расположен вертикальный выступ эмали (рудиментарный метаконид?).

По данным Куртена (Kurtén, 1956), метаконид у *C. spelaea* встречается в среднем на 40% *M*/1 (*n*=85), т. е. значительно чаще, чем у *C. crocuta* (в среднем 17%, *n*=129). Еще более высокая частота встречаемости метаконида характерна для гиен из межледниковых фаун Европы. В выборке из Линденталера (Lindenthaler) в Германии (рисс-вюрм?) он присутствует на всех экземплярах (Soergel, 1937), а у *C. spelaea intermedia* из местонахождения Лунель—Вьель во Франции (миндель-рисс) найден у половины изученных *M*/1 (см. Bonifay, 1971, Tabl. 47). Следовательно, пещерные гиены ледниковых эпох были более продвинутыми, специализированными по этому признаку.

Наличие метаконида характерно для ранней стадии эволюции крокутоидных гиен. Он отмечен для *C. dietrichi* из Летоли (Petter, Howell, 1989) и почти всегда имеется у индийской *C. sivalensis*. У *C. ultima* частота встречаемости этого бугорка варьирует, а у *C. ultra* Ewer из Южной Африки (Кромдраай) он отсутствует. Редукция метаконида в линиях *C. spelaea* и *C. crocuta* происходила параллельно (Kurtén, 1956).

Талонид хорошо выражен, относительные размеры и строение его варьируют. Он либо без бугорков (6 экз.), либо несет маленький (2 экз.) или сравнительно большой бугорок (3 экз.). Один из двух *M*/1 в мустьерском слое Усть-Канской пещеры на Алтае имеет на талониде бугорок, как и единственный целый *M*/1 из мустьерской стоянки Ильская 1 на Северном Кавказе (ЗИН 19889—3). У современной *C. crocuta* талонид обычно без бугорков (8 экз.), реже с 1 бугорком (3 экз.). Данный бугорок, скорее всего, является энтоконидом, хотя, по мнению Куртена (Kurtén, 1956, p. 13), он может быть остаточным метаконидом, сильно сдвинутым кзади.

У архаичной *C. dietrichi* на коротком талониде различимы 2—3 мелких бугорочка (Petter, Howell, 1989).

M/1 из крымских пещер не отличаются по размерам от зубов *C. spelaea* из Польши (рис. 6) и юго-восточной Франции (Bonifay, 1971), но несколько короче зубов пещерной гиены из центральной и юго-западной Франции (Clot, 1980), Кентских пещер в Англии (Kurtén, 1956), травертин Эрингсдорфа в Германии (Kurtén, 1968a), местонахождений Ополье на Украине (Татаринов, 1958) и Рипа в Румынии (Coloman, 1978). При этом различие по длине *M*/1 статистически достоверно между выборками из Крыма и пещеры Жерд (t=2.58, P<0.05). Достоверно различаются также выборки из Крыма и Ополье (t=3.96, P<0.01). Гиена из Ополье по размерам нижнего хищнического зуба похожа на *C. spelaea praespelaea*.

Близкие к крымской крокуте значения длины и ширины *M*/1 (L=29.9, 33.8; Lt=31.8, 28.0; W=28.0, 31.8 мм) имеет гиена из Усть-Канской пещеры, как и *C. spelaea* из Красного Яра (L=33.7, Lt=30.9, W=13.1 мм). У *C. crocuta dorotheae* из палеолитической фауны Палестины нижний хищнический зуб существенно короче (Kurtén, 1965).

C. spelaea из Крыма по длине *M*/1 заметно мельче, чем среднеплейстоценовая *C. spelaea praespelaea* из Мосбаха (Schütt, 1971), но крупнее подвида *C. spelaea intermedia* из Лунель—Вьеля

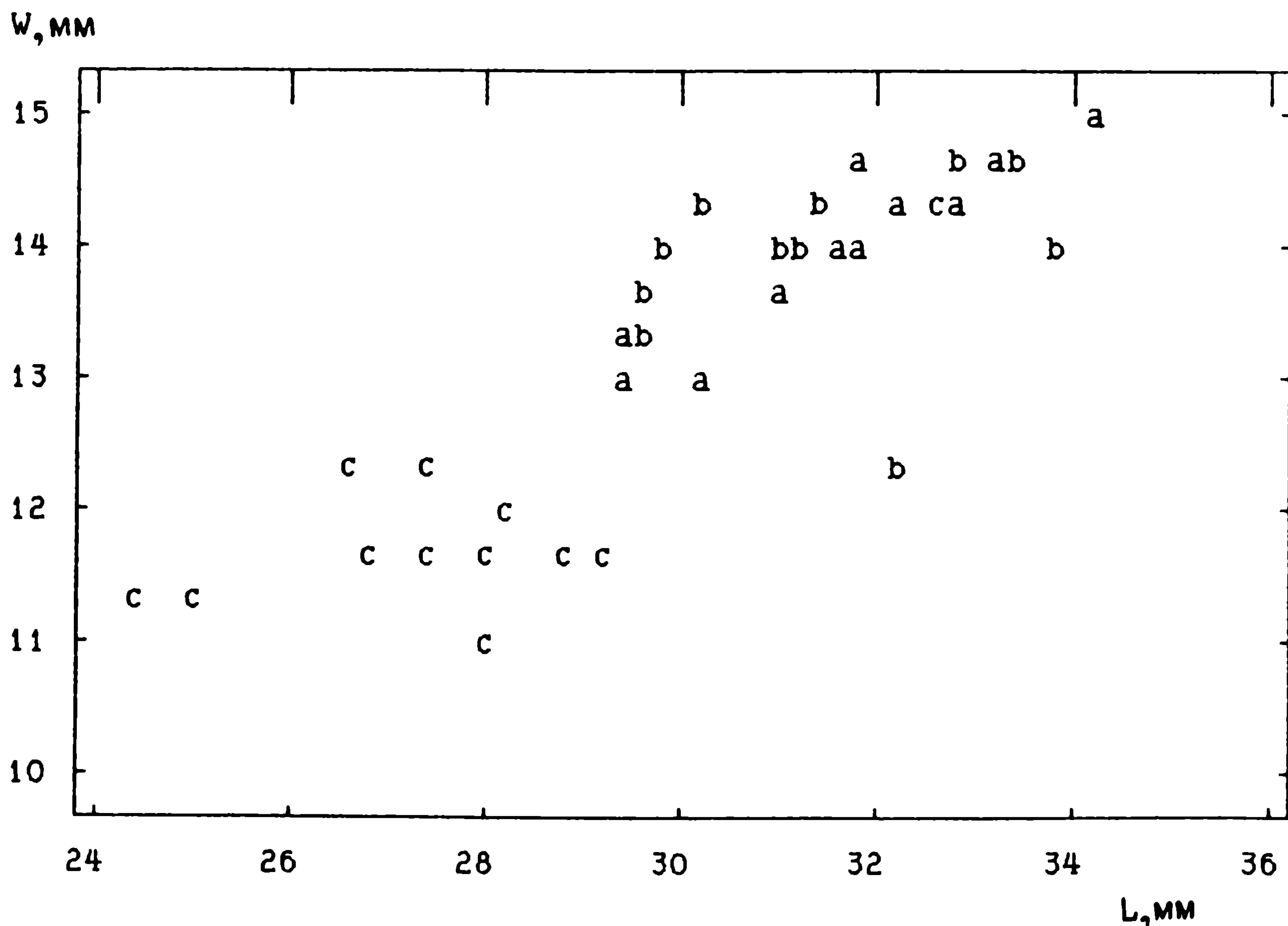


Рис. 6. Соотношение наибольшей длины нижнего хищнического зуба *M*/1 (L) и его наибольшей ширины (W) у гиен рода *Crocuta*:
C. spelaea, Крым (*a*) и Польша (*b*); *C. crocuta*, современность (*c*)

Fig. 6. Correlation of greatest length of lower carnassial *M*/1 (L) and its greatest width (W) in the genus *Crocuta*:
C. spelaea, Crimea (*a*) and Poland (*b*), *C. crocuta*, Recent (*c*)

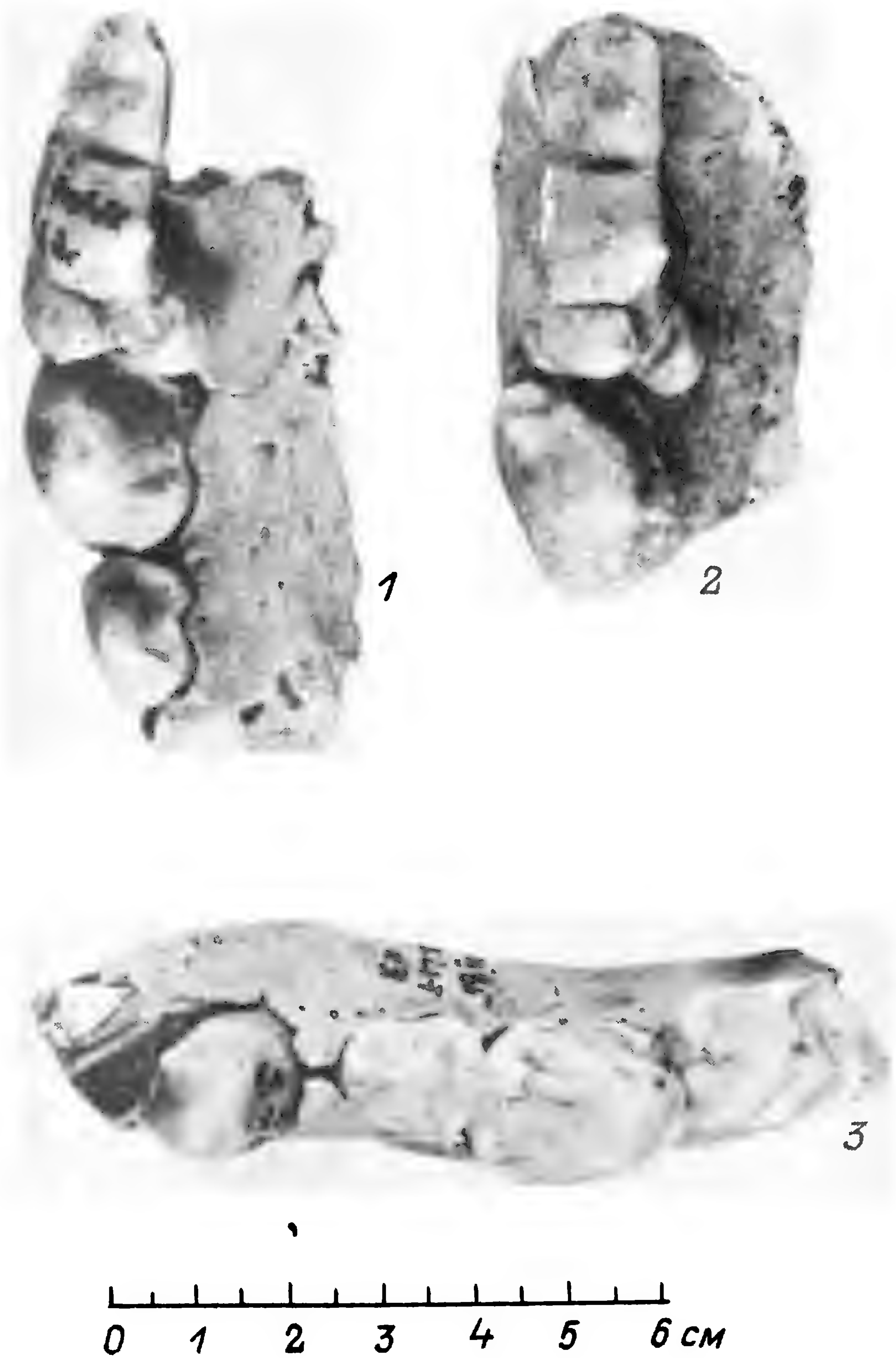


Рис. 7. Верхнечелюстная (*1—2*) и нижнечелюстная (*3*) кости пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грота Пролом 2. Костище (*3*), слой 3 (*1*) и осыпь (*2*)
Вид со стороны жевательной поверхности

Fig. 7. Maxillas (*1—2*) and mandibles (*3*) of *Crocuta spelaea* from Prolom 2. "Kostische" (*3*), layer 3 (*1*) and mixed layers (*2*)
Occlusal view

(Bonifay, 1971). Среднее значение длины *M/1* у *C. ultima* несколько больше (Kurtén, 1956). Древние виды крокутоидных гиен (*C. dietrichi, C. sivalensis* и *C. ultra*) имели более короткие зубы.

Значение индекса относительной длины тригонида (к общей длине *M/1*) в материале из Крыма (89.0—91.40—93.2%, $n=11$) близко к таковым пещерной гиены Польши (87.2—90.7—95.3, $n=6$), Красного Яра (91.1, $n=1$) и современной *C. crocuta*, но уступает его значениям у позднеплейстоценовой гиены из юго-западной Франции (Clot, 1980) и из Усть-Канской пещеры (93.6, 94.1, $n=2$), а также индексам *C. spelaea praespelaea* и *C. spelaea intermedia* (Schütt, 1971).

Фасетки изнашивания зуба расположены на буккальном крае коронки. Первоначально они имеют вид двух узких лент, тянущихся вдоль режущей кромки параконида и протоконида. Затем обе ленты сливаются, площадь эрозии распространяется на всю буккальную стенку, спускаясь по ней вплоть до основания коронки.

4.3. Череп. От черепа сохранились несколько фрагментов верхнечелюстной кости (рис. 7). Подглазничное отверстие лежит над *P3/*, расстояние от подглазничного отверстия до края глазницы равно 18.7 мм. На наиболее полном экземпляре из пещеры Чокурча (ЗИН 34387) присутствует маленькая альвеола однокоренного *M1/*; ее длина 3.8, ширина 6.6 мм. Из 12 изученных черепов современной *C. crocuta* верхний моляр *M1/* встречен в 6 случаях на обоих зубных рядах, в 1 случае только с одной стороны. У *C. spelaea intermedia* верхний моляр на большинстве черепов отсутствовал (Bonifay, 1971)

По соотношению длины трех верхних коренных зубов *P/2*—*P/3*—*P/4* (20.4—30.7—48.9%, $n=2$; табл. 8) крымская гиена не

Таблица 8. **Размеры верхнего зубного ряда у пещерной гиены, Crocuta spelaea из Крыма**

Table 8. **Measurements (mm) of upper teeth row in Crocuta spelaea from Crimea**

Промеры, мм	Пролом 2			Чокурча, ЗИН 34387
	слой 2	слой 3	осыпь	
Длина *P2/—P4/*		74.2		80.7
Длина *P3/—P4/*	66.5	60.5	63.3	64.5
P2/ L		16.0		16.4
Lp		13.3		12.7
W		12.0		12.0
P3/ L	25.5	23.4	25.1	25.3
W	19.0	17.7	18.0	19.0
P4/ L	41.4	37.5	39.0	40.0
Lp	14.4	14.4	14.0	14.6
Lm	17.2	16.2	16.9	16.4
Wa	23.4	21.2	21.6	22.2
Wb	14.2	12.6	12.9	12.2

Таблица 9. **Сравнение размеров верхних челюстных костей у гиен рода Crocuta**

Table 9. **Comparisons of measurements (mm) of maxillas in the genus Crocuta**

Промеры, мм	*C. spelaea*								*C. crocuta*			
	Крым, Пролом 2, Чокурча				Франция, Буадер (по Clot, 1980)				современность, Африка			
	n	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	σ
Длина *P2/—P4/*	2	74.2, 80.7			5	77.3—80.9	79.4	1.49	12	66.1—76.5	69.12	3.04
Длина *P3/—P4/*	4	60.5—66.5	63.70	2.17	4	62—65	63.3	1.27	12	51.2—60.9	55.53	2.31

отличается от современной *C. crocuta*. Длина ряда коренных *P*2/—*P*4/ и *P*3/—*P*4/ у нее такая же, как у пещерной гиены юго-западной Франции, но значительно превышает длину коренных *C. crocuta* (табл. 9).

4.4. Нижняя челюсть. Нижнечелюстная кость гиены из Крыма высокая, с мощным симфизом и выпуклым нижним краем. Подбородочное отверстие одно, расположено под серединой коронки *P*/2 (рис. 8). Массетерная ямка простирается вперед до уровня заднего края альвеолы *M*/1.

Зубы посажены плотно. Между клыком и *P*/2 находится диастема длиной 5—9 мм. Высота челюсти и длина диастемы меняются в зависимости от индивидуального возраста зверя.



Рис. 8. Левая (*1*) и правые (*2, 3*) нижние челюсти пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грома Пролом 2. Костище (*1, 3*) и слой 3 (*2*)
Вид с латеральной стороны

Fig. 8. Left (*1*) and right (*2, 3*) mandibles of *Crocuta spelaea* from Prolom 2. "Kostische" (*1, 3*) and layer 3 (*2*)
Lateral view

Соотношение длины четырех нижних коренных зубов *P2/—M/1* (17.4—24.0—24.6—34.0, *n*=2; табл. 10) у пещерной гиены Крыма мало отличается от такового африканской *C. crocuta*, за исключением относительно более короткого *P/4*. Судя по соотношению средних показателей длины нижних коренных, короткий *P/4* характерен для *C. spelaea* из Польши, Англии, Франции и Западной Сибири, а также для *C. spelaea intermedia* (Bonifay, 1971; Clot, 1980). У более архаичного подвида *C. spelaea praespelaea* он был несколько длиннее (сходство с современной *C. crocuta*).

Длина ряда коренных *P/2—M/1* и *P/2—P/4* в выборке из Крыма значительно уступает таковой у гиены из Польши, в то время как средние значения длины каждого из нижних коренных в обоих выборках сходны (табл. 11). Длина зубного ряда на челюсти из Красного Яра (*P/2—M/1*=96.6, *P/2—P/4*=63.8 мм) соответствует максимальному значению ее у крымской гиены. В целом же промеры длины нижних коренных из Крыма лежат в пределах ее изменчивости у *C. spelaea* (Clot, 1980). Значительно более короткий нижний зубной ряд имел подвид *C. crocuta debilis* Kurtén, описанный из голоценовых слоев пещеры Кебара (Kebarah) в Палестине (Kurtén, 1965).

4.5. Посткраниальный скелет. Скелет обоих поясов конечностей в крымском материале представлен лишь несколькими целыми костями или их обломками из слоев 2 и 3 в гроте Пролом 2 (рис. 9) и четвертой пястной из пещеры Аджи-Коба.

Таблица 10. **Размеры нижних челюстей пещерной гиены, Crocuta spelaea из Крыма**

Table 10. **Measurements (mm) of lower jaws in Crocuta spelaea from Crimea**

Промеры,	Пролом 2				Аювул-Коба, ЗИН 15978(31)
	костище № 58	костище № 92	костище № 31	слой 4	
Длина *C/1—M/1*		alv 111.5			
Длина *P/2—M/1*		86.5		89.0	96.0
Длина *P/2—P/4*	58.6	58.4	60.5	61.5	63.3
Высота за *P/2*	35.5	39.0			43.3
P/2 L	16.6	16.1	16.3	16.0	17.3
Lp	12.2	11.6	12.4	11.9	13.8
W	12.1	12.2	12.8	12.1	13.3
P/3 L	21.5	22.4	23.4	22.8	23.4
W	15.5	16.4	17.2	16.6	17.1
P/4 L	23.1	23.4	24.4	23.6	23.7
Lp	13.0	13.0	14.3	12.7	14.1
W	13.7	14.1	15.0	14.7	16.3
M/1 L		—		31.9	33.3
Lt		—		28.4	30.6
W		12.7		13.8	14.6

Таблица 11. **Сравнение размеров нижнечелюстных костей у гиен рода Crocuta**

Table 11. **Comparisons of measurements (mm) of mandibulas in the genus Crocuta**

Промеры, мм	*C. spelaea*							*C. crocuta*			
	Крым, Пролом 2, Кош-Коба, Аювул-Коба				Польша, Вержховска Гурна, Голобец, Облазова			современность, Африка			
	n	lim	*x*	σ	*n*	lim	*x*	*n*	lim	*x*	σ
Длина *C*/1—*M*/1	1	alv 111.5			1	130.2		12	92.5—110.4	101.85	5.81
Длина *P*/2—*M*/1	3	86.5—96.0	90.50		3	92.9—95.4	94.50	12	74.8—86.7	78.56	3.47
Длина *P*/2—*P*/4	5	58.4—63.3	60.46	1.84	5	60.8—63.8	62.40	12	51.1—58.7	54.59	2.40
Высота за *P*/2	4	35.5—43.3	39.15	2.77	2	40.7, 42.3		12	26.1—42.1	31.43	4.71

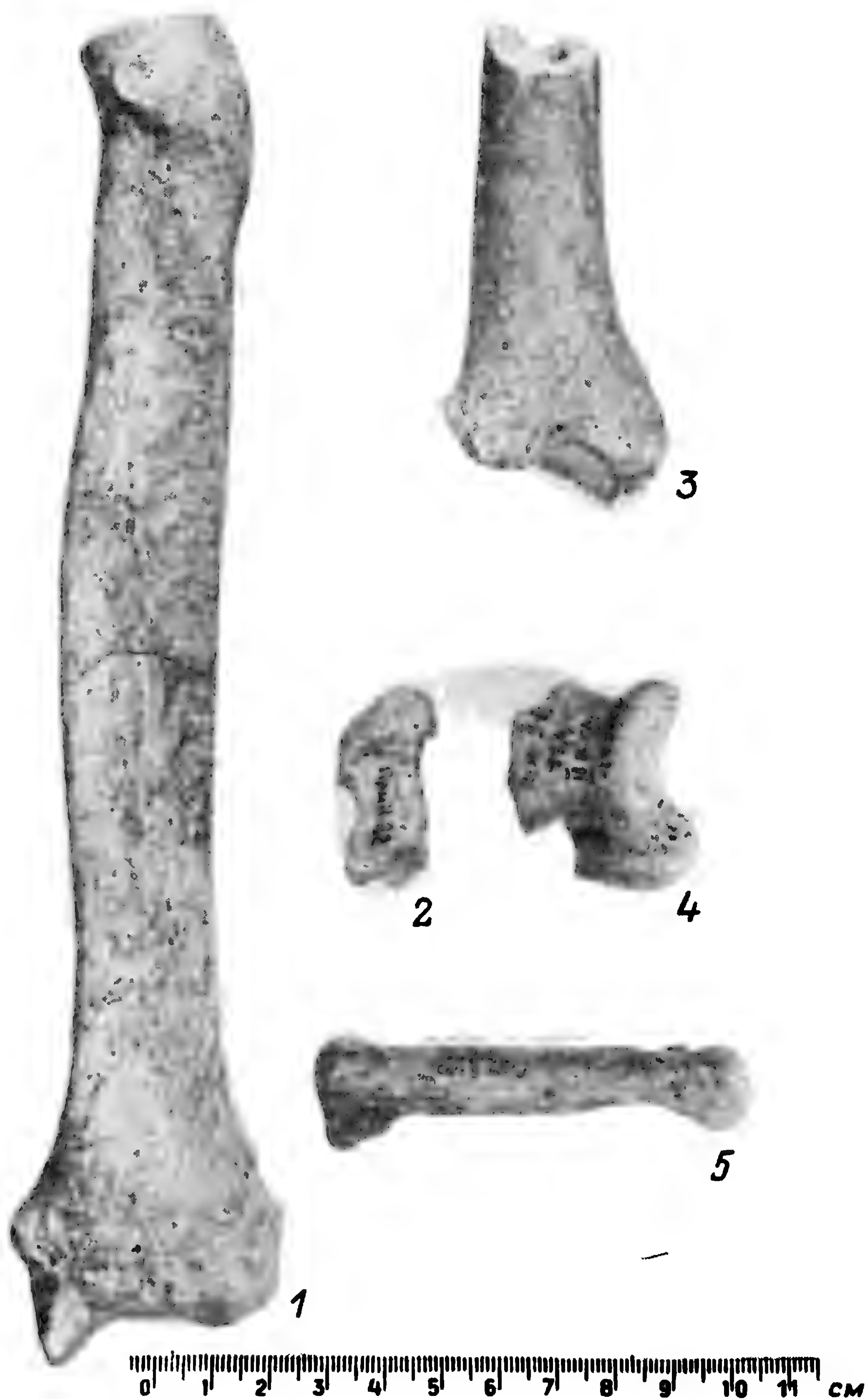


Рис. 9. Кости конечностей пещерной гиены (*Crocuta spelaea*) из грота Пролом 2. Слой 2 (*1—2, 4*), слой 3 (*3*) и осыпь (*5*):

1 — лучевая, правая; *2* — гороховидная, левая, *3* — большая берцовая, правая; *4* — таранн правая; *5* — вторая пястная, левая.
Вид спереди (*4*), сзади (*1—3*) и сбоку (*5*)

Fig. 9. Limb bones of *Crocuta spelaea* from grotto Prolom 2. Layer 2 (*1—2, 4*), layer 3 (*3*) and mixed layers (*5*):

1 — radius, right; *2* — os pisiforme, left; *3* — tibia, right; *4* — talus, right; *5* — Mtc 2, left.
Dorsal (*4*), volar (*1—3*) and medial (*5*) views

Таблица 12. **Размеры костей передней конечностей у гиен рода Crocuta**

Table 12. **Measurements (mm) of bones from forelimb in Crocuta**

Кости	Промеры, мм	*C. spelaea* Крым, Пролом 2, Аджи-Коба	*C. crocuta* современность, Африка n	lim	x̄
Scapula	*BG*	30.5	4	28.9—31.4	29.50
Radius	*GL*	230.5	4	210.3—232.0	225.02
	Bp	32.0	4	28.0—30.0	29.15
	SD	24.5	4	17.6—21.0	19.02
	Bd	49.0	4	40.5—43.3	41.57
Os pisiforme	*GL*	35.1	4	29.5—33.8	32.37
	GB	18.5	4	17.6—18.6	18.07
Os hamatum	*GL*	19.4	4	19.2—20.0	19.05
	GB	19.0	4	17.8—20.4	18.67
	GD	24.0	4	22.6—25.0	23.60
Metacarpale 2	*GL*	78.2	4	80.2—85.7	82.62
	Bp	15.4	4	13.7—15.5	14.45
	BD	11.7	4	9.9—12.6	11.25
	Bd	16.5	4	14.3—16.4	15.30
	Dp	17.6	4	17.0—18.9	17.90
	DD	10.2	4	9.3—9.9	9.52
	Dd	15.0	4	13.8—15.0	14.37
Metacarpale 4	*GL*	88.9	4	88.7—95.2	92.42
	Bp	14.4	4	12.0—14.1	12.72
	BD	11.7	4	10.5—12.3	11.50
	Bd	15.8	4	13.7—14.4	13.97
	Dp	19.1	4	16.5—18.4	17.32
	DD	9.6	4	9.0—10.0	9.47

Таблица 13. **Размеры костей задней конечности у гиен рода Crocuta**

Table 13. **Measurements (mm) of bones from hindlimb in Crocuta**

Кости	Промеры, мм	*C. spelaea* Крым, Пролом 2	*C. crocuta* современность, Африка n	lim	x
Patella	*GL*	32.6	4	29.6—31.9	30.80
	GB	24.4	4	21.4—22.3	21.85
Tibia	*Bd*	39.7	4	36.9—38.7	37.92
	Dd	27.9	4	25.3—25.7	25.60
Talus	*GH*	37.3	4	36.3—39.5	37.50
	GB	33.9	4	30.5—35.5	31.92
Os cuneiforme 3	*GL*	13.0	4	11.9—13.8	13.00
	GB	12.4	4	11.8—13.2	12.25
	GD	25.0	4	25.2—26.9	26.17
Metatarsale 3	*Bp*	13.8	4	13.4—14.9	14.30
	BD	10.0	4	10.0—11.3	10.62
	Dp	19.7	4	19.3—20.8	19.92
	DD	8.2	4	9.2—10.2	9.55
Metatarsale 5	*Bp*	9.4	4	10.5—12.8	11.65
	Dp	14.0	4	14.0—16.1	15.07

Длина лучевой и пястных костей не превышает таковую у современной *C. crocuta* (табл. 12, 13), но ширина эпифизов и диафизов, как правило, больше. Судя по этим промерам, передние конечности у *C. spelaea* из Крыма были приблизительно такой же длины, как у *C. crocuta*, но массивнее.

Промеры дистального отдела большой берцовой кости и плюсневых костей близки к их средним значениям у *C. spelaea* из позднего плейстоцена Австрии и Франции (Clot, 1980).

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Систематический статус. По величине коренных зубов и костей конечностей гиена из палеолитической фауны Крыма оказалась сходной с позднеплейстоценовой *C. spelaea* из Франции, Польши, Северного Кавказа и Алтая.

Пещерная крокута превосходила по величине ныне живущую пятнистую гиену Африки, имела крупную голову и более массивные передние ноги. Высота в холке достигала 100 см. Пещерная гиена была абсолютно и относительно более крупнозубая, чем современная *C. crocuta*. Различия между обоими видами крокут проявляются также в относительно более длинном у пещерной гиены метастиле *P4/* и в несколько иных пропорциях костей дистальных отделов конечностей. Длинный метастиль *P4/* и относительное уменьшение *P1/* характеризуют большую хищническую специализацию верхних коренных зубов у *C. spelaea*, по сравнению с современной *C. crocuta*.

Сравнительно короткий метастиль *P4/* (плезиоморфное состояние) характерен для пещерных гиен среднего плейстоцена: *C. spelaea praespelaea* из Германии (Мосбах) и *C. spelaea* из волжской териофауны (р. Казанка в Среднем Поволжье.) Увеличение длины лезвия метастиля наблюдается в ряду *C. crocuta* + *C. spelaea praespelaea* → *C. spelaea*, Крым → *C. spelaea spelaea*, Польша. Оно связано с усилением режущей функции зубного аппарата у гиен позднего плейстоцена Европы как приспособления к обитанию в холодном климате бореальных областей (возрастание хищничества, разгрызание более твердой пищи и т. д.)

По степени редукции метаконида на *M/1* (апоморфный признак) *C. spelaea* несколько архаичнее, чем современная *C. crocuta*, у которой метаконид встречается значительно реже.

Различия между *C. spelaea* и *C. crocuta* в темпах преобразования верхнего и нижнего хищнических зубов, которое происходило, скорее всего, независимо в обеих генетических линиях, а также своеобразие адаптаций пещерной гиены к жизни во внетропических регионах Евразии позволяют, на мой взгляд, рассматривать последнюю как самостоятельный вид. Видовой статус *C. spelaea* подтверждается также данными об ее молочных зубах (см. статью Барышникова и Аверьянова, наст. сб.) Происхождение *C. spelaea*

следует вести от раннеплейстоценовой *C. sivalensis*, считая ее тем самым евроазиатским автохтоном.

В эволюции крокутоидных гиен наблюдается удлинение верхнего и нижнего хищнических зубов относительно наиболее длинных у *C. spelaea*, а также увеличение высоты верхнего и нижнего *P*3, максимально гипсодонтных у *C. ultima* (Kurtén, 1956). Верхний *M*1/ уменьшается или исчезает На нижнем *M*/1 талонид становится более коротким, его бугорки редуцируются. Отмеченные тенденции в развитии зубного аппарата выражены в разной степени у разных географических форм, образуя эволюционную мозаику и определяя, тем самым, их своеобразие. Для крокут, в частности, характерны многочисленные случаи параллельных морфологических изменений (удлинение метастиля *P*4/, редукция метаконида и талонида на *M*/1 и т. д.) Сходные направления в эволюции зубного аппарата известны и для других представителей семейства гиеновых, например, для родов *Pachycrocuta* и *Chasmaporthetes*, у которых наблюдается редукция метаконида *M*/1 и уменьшение на талониде числа бугорков от 2—3 до 1 (Сотникова, 1989, 1994).

5.2. Стратиграфическая изменчивость. *C. spelaea praespelaea* из раннего среднего плейстоцена Германии имела наиболее крупные размеры коренных зубов (Schütt, 1971) К данному хронологическому интервалу, очевидно, относится также крупная *C. spelaea* из волжского териокомплекса (Аверьянов и др., 1992). Значительно мельче подвид *C. spelaea intermedia* из теплолюбивой миндель-рисской фауны Франции (Лунель—Вьель). Надежных данных по гиенам конца среднего плейстоцена (рисса) Европы немного, но по величине зубов они были, скорее всего, крупнее миндель-рисских. Пещерную гиену из рисс-вюрма Закавказья (Бинагады) характеризуют мелкие размеры черепа и зубов (Верещагин, 1951). *C. spelaea spelaea* времени последнего европейского оледенения лишь немногим уступала по величине коренных зубов гиенам из холодных эпох среднего плейстоцена Европы.

Достоверные различия в длине нижнего хищнического зуба между *C. spelaea* из ледниковых и межледниковых отложений были прослежены на плейстоценовых местонахождениях Великобритании (Klein, Scott, 1989). Они справедливо связываются с увеличением размеров тела хищников в холодном климате согласно зоогеографической закономерности, известной как правило Бергмана. На величину животных оказывала влияние также степень обилия кормовой базы.

Таким образом, эволюцию *C. spelaea* в плейстоцене Европы характеризуют не только некоторое уменьшение величины животных по направлению к современности, но и значительные различия в размерах между гиенами ледниковых и межледниковых эпох. Аналогичная тенденция уменьшения со среднего плейстоцена длины хищнических зубов прослеживается у европейского

пещерного льва, *Panthera spelaea* (Schütt, Hemmer, 1978). У плейстоценовых хищников, доживших в северной Палеарктике до наших дней (*Canis lupus, Gulo gulo, Lynx lynx*), напротив, наблюдалось последовательное возрастание их линейных размеров (Bonifay, 1971; Сотникова, 1982).

5.3. Географическая изменчивость. Наши данные не дали надежных свидетельств о внутривидовых различиях у *C. spelaea* времени последнего оледенения из разных географических областей. Можно наметить лишь тенденцию изменения размеров и пропорций коренных зубов при сравнении гиен северного Средиземноморья и Средней Европы, а именно, возрастание по направлению к северу величины хищнических зубов и усиление их режущей функции. Дальнейшие исследования покажут, насколько реальна эта тенденция, и существовала ли у *C. spelaea* позднего плейстоцена клинальная географическая изменчивость, в том числе описываемая правилом Бергмана.

Если подвид *C. crocuta dorotheae*, известный из позднего плейстоцена Палестины, принадлежит к *C. spelaea* (сходство по индексу длины метастиля *P4*/), то пещерные гиены восточного Средиземноморья были заметно мельче европейских и сибирских. По размерам зубов *C. crocuta dorotheae* занимает промежуточное положение между *C. spelaea* и современной *C. crocuta* (Kurtén, 1965). Близкие параметры зубов имела *C. spelaea* из рисс-вюрмской фауны Закавказья (Бинагады). Вполне вероятны родственные связи между обеими формами гиен. В таком случае проникновение *C. spelaea* в Палестину произошло, скорее всего, в начале последнего ледниковья — вюрма. Косвенным подтверждением подобной возможности служит присутствие в мустьерской фауне Палестины мамонта (Tchernov, 1984). Пути расселения мамонта и пещерной гиены на юг могли быть едиными и проходить через Кавказский перешеек.

Гиены из изученных стоянок Крыма оказались очень сходными друг с другом по размерам и пропорциям зубов. Однако данные, которые приводит Кло (Clot, 1980) для местонахождений Франции, показывают варьирование их морфометрических параметров в выборках *C. spelaea* из разных пещер.

5.4. Палеоэкология. Судить об образе жизни пещерной гиены позволяют, в первую очередь, данные по биологии современной *C. crocuta*. Проведение биологических аналогий неоднократно использовалось палеозоологами для понимания причин расселения и вымирания плейстоценовой крокуты (см. Пидопличко, 1951; Kurtén, 1968b; Верещагин, 1979).

Пятнистые гиены Африки добывают пищу в основном охотой. Они охотятся на антилоп, бородавочников и зебр поодиночке или группами, преследуя и окружая добычу (Jamrozy, 1978; Cooper, 1990; Gasaway et al., 1991). Наиболее частой добычей становятся старые и ослабевшие особи (Tilson et al., 1980). Преследуя раненое животное, гиены проявляют удивительную выносливость. Они

убивают жертву, выпуская ей внутренности, на добычу набрасываются сообща, полностью пожирая ее на месте убоя или частично растаскивая. Гиены охотно едят падаль. В пустынных районах они могут в течение длительного периода обходиться без воды (Eloff, 1975). В кратере Нгоронгоро в Танзании часть гиен живет оседло, часть совершает миграции вслед за копытными. Наибольшее количество пищи они поедают в январе—феврале, в период массового отела гну (Kruuk, 1972).

Отмеченные черты охотничьего поведения пятнистой гиены были, очевидно, присущи и ее пещерной родственнице. В условиях значительных сезонных колебаний температуры и наличия морозного периода *C. spelaea* была, скорее всего, еще в большей степени активным хищником. В Крыму добычей ей служили сайгаки и дикие ослы. Охотясь, пещерная крокута могла получать лучший корм, чем при поедании падали, что особенно важно для поддержания теплового баланса зимой.

Изучение таранных костей плейстоценовой сайги из пещерных палеолитических стоянок Крыма показало преобладание среди них остатков самцов (Барышников и др., 1990). По аналогии с современной *Saiga tatarica* можно предположить, что самцы, сильно слабеющие после гона, который в районах зимовок сайги приходится на декабрь, становились в снежный период легкой добычей не только для палеолитических охотников, но и для пещерных гиен.

Для гиен характерно отрыгивание полупереваренной массы. Этим способом хищники освобождают свой желудок от шерсти, перьев и полурастворившихся осколков костей (Bearder, 1977; Sillero—Zubiri, Gotelli, 1992). В гроте Пролом 2 часто встречаются зубы и кости сайги и осла со следами кислотной коррозии (до 3—5% в слое 2). Не исключено, что они происходят из отрыжек тех пещерных крокут, которые укрывались в этом скальном убежище.

Африканская пятнистая гиена нередко использует остатки добычи человека и льва, но часто уступает последнему свою добычу. Поедаются трупы разных животных, в том числе таких крупных, как слоны или буйволы. По наблюдениям в парке Абердэр в Кении, туша крупного африканского слона была полностью съедена гиенами за 3 дня (Sillero—Zubiri, Gotelli, 1992).

C. spelaea также могла разгрызать трупы мамонтов, шерстистых носорогов, бизонов, лошадей. Вполне возможно, что усиление режущей функции ее зубного аппарата было обусловлено как раз необходимостью поедания мерзлых останков крупных травоядных в зимний период. При этом падалеядение, особенно дробление крупных трубчатых костей, играло в жизни пещерной гиены, вероятно, менее значительную роль, чем активное хищничество. В частности, этим можно объяснить меньшую относительную высоту (гипсодонтность) коронки *P3/* у *C. spelaea* по сравнению с *C. crocuta* и, в особенности, по сравнению с *C. ultima*

из Китая (Kurtén, 1956). Плейстоценовая фауна Восточного Китая изобиловала крупными растениеядными млекопитающими (мамонтами, лесными слонами, стегодонами, носорогами, гигантскими оленями и лошадями), что позволяло *C. ultima* питаться крупной падалью и разгрызать большие кости, не доступные другим хищникам.

Присутствие остатков ювенильных особей *C. spelaea* в гроте Пролом 2 и других пещерных местонахождениях Крыма свидетельствуют о том, что пещерные гиены устраивали в карстовых полостях свое логово. Такая же картина наблюдается в Южной Африке, где в пещерах, используемых *C. crocuta* для выведения потомства, обычны находки молочных зубов гиен (Brain, 1981). Сильные детеныши нередко убивают более слабых щенят своего выводка.

Пятнистые гиены рождаются довольно хорошо развитыми. У них открыты глаза, молочные резцы уже прорезались. Часто несколько самок одного клана выращивают детенышей совместно, в одном логове (East et al., 1989). Мать кормит щенков молоком очень долго, до 18 месяцев, но с 5 месяцев они начинают есть мясо (Eloff, 1975). Мать, как правило, не приносит еду в логово, однако в парке Масаи в Кении были отмечены случаи, когда самки пятнистой гиены приносили мясо для своих детенышей к норе (Holekamp, Smale, 1990).

Сходным образом, очевидно, развивались и детеныши *C. spelaea*. Они имели молочные коренные зубы режущего типа, приспособленные для обработки мяса. Скорее всего, самка выкармливала своих щенков не только молоком, но и мясом, которое приносила в логово.

5.5. Тафономия. Во многих пещерах Западной Европы встречены многотысячные скопления ископаемых остатков *C. spelaea* разного возраста. Они представляют собой настоящее гиеновое пещерное логово и известны из Англии (Торньютон и Кентские пещеры), Германии (Линденталер, Ирпфель) и Австрии (Тейфельслюкен) (Toepfer, 1963; Sutcliffe, 1985). В использовании скальных убежищ пещерные гиены вступали, очевидно, в конкуренцию с пещерными львами, медведями и древним человеком.

В гроте Пролом 2 наблюдается возрастание числа костных остатков *C. spelaea* от слоя 4 к слою 2 (включая костище). Подобным же образом увеличивается количество каменных изделий, наиболее многочисленных в слое 2 (Колосов и др., 1993). Последнее обстоятельство может косвенно указывать на усиление интенсивности использования грота под стоянку палеолитическими людьми. В тоже время тенденция размещения остатков пещерного медведя по разрезу иная. Костные фрагменты медведя встречаются более часто в нижних слоях 3—4 (Барышников, 1987).

Тафономическая история грота Пролом 2 рисуется следующим образом. Можно предполагать, что на первом этапе заселения

карстовой полости в ней находили убежище пещерные медведи. Освоение грота древними людьми, использование его для долговременного поселения привело к тому, что медведи стали здесь появляться реже. На стоянку палеолитические охотники приносили части туш добытых животных, что вело к накоплению в гроте костей и других пищевых отбросов. Они привлекали к поселению пещерных гиен. При попытках проникнуть в грот некоторые хищники могли быть убиты. Это были преимущественно либо полувзрослые, либо старые особи. Молодым и старым животным гиенового клана доставалось меньше пищи при коллективной охоте и разрывании добычи, и им приходилось подкармливаться собиранием падали. Часть гиен могла быть добыта и занесена в грот пещерным львом.

Следов кислотной эрозии или погрызов на костях самих гиен не отмечено, поэтому нет основания связывать накопление их остатков в гроте Пролом 2 с проявлением каннибализма. Старые животные, очевидно, особо тяготели к скальным убежищам. Их плейстоценовые скелеты найдены на многих пещерных местонахождениях, например, в пещере Фанатиков в Хакасии (Агеева и др., 1978).

В те периоды, когда человек покидал стоянку, гиены могли использовать грот для устройства в нем логова и выведения детенышей. Данное предположение основывается как на присутствии в гроте Пролом 2 костных фрагментов детенышей *C. spelaea*, так и на находках многочисленных костей со следами погрызов гиены или же несущих следы воздействия ее желудочного сока. Подобные скопления крупных костей характерны для логова пятнистой гиены Африки (Sutcliffe, 1970).

5.6. Вымирание. Пещерная гиена, наряду с пещерным львом (*Panthera spelaea*) и волком (*Canis lupus*), играла важную роль активного хищника и пожирателя падали не только в плейстоценовой териофауне Крыма, но и во всей мамонтовой группировке зверей Северной Евразии. Пищевая конкуренция между этими крупными хищниками была достаточно сильна. Ее обостряла охотничья деятельность древнего человека. Ограниченность кормовых ресурсов мамонтового биома ставила пещерных хищников в тесную зависимость от состояния популяций мамонтов, носорогов и стадных копытных.

Пещерная гиена, очевидно, не имела густого и теплого волосяного покрова, отложений подкожного жира или иных специальных приспособлений для жизни в условиях длительного морозного периода. Этим объясняется отсутствие *C. spelaea* в арктических районах Евразии, вследствие чего она не смогла проникнуть в Северную Америку. Освоение южной зоны мамонтового биома стало возможным для пещерной гиены, в первую очередь, благодаря способности постоянно и успешно охотиться на живую добычу, что позволяло ей питаться свежим мясом и в меньшей степени потреблять менее калорийную падаль.

В отличие от пещерной крокуты полосатая гиена (*Hyaena hyaena* L.), вряд ли более теплолюбивая, тем не менее не смогла проникнуть в Крым и расселиться дальше на север. Причину этого можно видеть в том, что полосатая гиена в меньшей степени является активным охотником. Она, скорее, всеядный собиратель и падалеяд. Держится парами, реже в одиночку или небольшими семейными группами (Гептнер, Слудский, 1972). Такие биологические черты в условиях невысокого биологического разнообразия бореальных зооценозов и острой пищевой конкуренции, существовавшей в зимний период между крупными хищниками, включая палеолитического человека, не позволили полосатой гиене найти свое место в мамонтовом биоме.

Широкое распространение *C. spelaea* почти по всей Палеарктике определялось не только ее экологической пластичностью, но и своеобразием морфологических и биологических адаптаций. Они вырабатывались как приспособление к жизни в иных, ныне не сохранившихся плейстоценовых открытых ландшафтах Северной Евразии, отличавшихся высокой численностью стадных травоядных млекопитающих. Именно исчезновение подобных ландшафтов в конце плейстоцена, вымирание мамонтов и других больших фитофагов повлекло за собой вымирание трофически связанных с ними крупных хищников, в том числе пещерной гиены (Верещагин, 1959; Верещагин, Барышников, 1985). Истребительная роль первобытного человека, которой иногда отводят ведущую роль в вымирании *C. spelaea* (Пидопличко, 1951), вряд ли была значительной.

В Крыму, как и в других областях Северной Евразии (Франция, Северный Кавказ, Алтай), *C. spelaea* имела высокую численность в фауне мустьерской эпохи, но уже в отложениях эпохи позднего палеолита ее остатков почти не встречено (Громова, Громов, 1937). Имеется лишь несколько зубов из слоя 2 в пещере Аджи-Коба. Наряду с пещерной гиеной, из фауны позднего палеолита Крыма исчезают мамонт (*Mammuthus primigenius* (Blum.)) и шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis* (Blum.)). Вымирание гиены, таким образом, может быть связано с обеднением крымской мегафауны. Аналогичная ситуация наблюдалась на Кавказе, где остатки гиены и мамонта отсутствуют на стоянках позднего палеолита (Верещагин, 1959).

На позднепалеолитических поселениях Европы, которые датируются наиболее холодной фазой последнего оледенения, остатки *C. spelaea* редки. Малочисленность пещерной гиены в европейской фауне позднего палеолита, очевидно, объясняет почти полное отсутствие ее изображений в палеолитическом искусстве (изображение хищника, похожего на пещерную гиену, имеется в гроте Шовэ во Франции).

Крокутоидные гиены исчезают на всей территории Евразии к концу плейстоцена. Наиболее поздние их находки сделаны в Палестине, где из голоценовых слоев пещеры Кебара определены

остатки очень мелкой гиены *C. crocuta debilis* (Kurtén, 1965) Ее измельчание было обусловлено сокращением поголовья стадных копытных, что подчеркивает тесную связь крокутоидных гиен с обилием крупных животных.

6. БЛАГОДАРНОСТИ

Я выражаю свою искреннюю благодарность проф. Ю. Г. Колосову за приглашение исследовать фаунистические сборы из грота Пролом 2 в полевых и лабораторных условиях. Дружескую поддержку в своей работе я постоянно получал со стороны В. Н. Степанчука. Сравнительные коллекции мне любезно предоставили Prof. Dr. K. Kowalski, Dr. A. Nadachowski (Institut systematyki i ewolucji zwierzat, Krakow) и Prof. Dr. C. Petronio (Universita "La Sapienza", Roma). Я признателен А. О. Аверьянову за критические замечания по статье, а А. К. Каспарову и А. В. Абрамову за помощь в работе с коллекцией. Проблемы палеоэкологии мамонтовой фауны обсуждались с П. В. Пучковым. Фотосъемку ископаемых материалов выполнил Н. А. Орлов. Большую помощь в получении копий зарубежный публикаций мне оказали Dr F David (Paris), Dr. V Eisenmann (Paris), Dr. A. Forsten (Helsinki), Prof. G. Storch (Frankfurt/Main).

ЛИТЕРАТУРА

Агеева Е. А., Гричан Ю. В., Оводов Н. Д. Плейстоценовая гиена в каменной ловушке // Природа, 1978. № 12. С. 114—115.

Аверьянов А. О., Барышников Г Ф., Гарутт В. Е., Гарутт Н. В., Фомичева Н. Л. Волжская фауна плейстоценовых млекопитающих в Геолого-минералогическом музее Казанского университета.— Казань, 1992. 164 с.

Барышников Г Ф. Отряд Carnivora Bowdich, 1821 — Хищные // Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен — современность. (Ред. И. М. Громов, Г И. Баранова).— Л., 1981. С. 236—292.

Барышников Г. Ф. Пещерный медведь в палеолите Крыма // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1987 Т. 168. С. 38—65.

Барышников Г Ф., Каспаров А. К., Тихонов А. Н. Сайга палеолита Крыма // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 212. С. 3—48.

Верещагин Н. К. Хищные (Carnivora) из Бинагадинского асфальта // Труды Естеств.-истор. музея АН АзербССР, 1951. Ч. 1. С. 28—140.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны.— М.—Л., 1959. 704 с.

Верещагин Н. К. Почему вымерли мамонты.— Л., 1979. 196 с.

Верещагин Н. К., Барышников Г Ф. Млекопитающие предгорного северного Крыма в эпоху палеолита (по кухонным остаткам из пещер Чокурча, Староселье и Мамат-Коба) // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1980. Т. 93. С. 26—49.

Верещагин Н. К., Барышников Г Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1985. Т. 131. С. 3—38.

Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 2. Хищные (гиены и кошки).— М., 1972. 552 с.

Громова В., Громов В. И. Материалы к изучению палеолитической фауны Крыма в связи с некоторыми вопросами четвертичной стратиграфии // Труды Сов. секции междунар. ассоц. изучен. четвертичн. периода, 1937. Вып. 1. С. 52—96.

Колосов Ю. Г Аккайская мустьерская культура.— Киев, 1986. 224 с.

Колосов Ю. Г., Степанчук В. Н., Чабай В. П. Ранний палеолит Крыма.— Киев, 1993. 224 с.

Пидопличко И. Г О ледниковом периоде. Вып. 2. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны.— Киев, 1951. 264 с.

Сотникова М. В. К истории рода Gulo в Евразии // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1982. Т. 111. С. 65—73.
Сотникова М. В. Хищные млекопитающие плиоцена — раннего плейстоцена // Труды Геол. ин-та АН СССР, 1989. Вып. 440. 123 с.
Сотникова М. В. Род Chasmaporthetes Hay, 1921 из плиоцена России, Украины, Монголии и Таджикистана // Палеотериология. (Ред. Л. П. Татаринов).— М., 1994. С. 113—139.
Татаринов К. А. Пещерные гиены из четвертичных отложений Ополья // Докл. Акад. наук УССР, 1958. № 7. С. 797—800 (на укр. яз.).

Argant A. Carnivores quaternaires de Bourgogne // Docum. Lab. Géol. Lyon, 1991. N 115. 301 pp. + 9 Pl.
Bearder S. Feeding habits of spotted hyenas in a woodland habitat // E. Afr. Wildlife J., 1977. Vol. 15. N 4. P. 263—286.
Bonifay M.-F. Carnivores quaternaires du sud-est de la France // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., 1971. Ser. C. T. 21. P. 43—377 + 27 Pl.
Brain C. K. The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy.— Chicago and London, 1981. 365 pp.
Clot A. La grotte de la Carriere (Gerde, Ht. Pyrenees). Stratigraphie et paleontologie des carnivores.— Toulouse, 1980. 239 pp. + 19 Pl. + 131 Tabl.
Colbert E., Hooijer D. Pleistocene mammals from the Limestone fissures of Szechwan, China // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1953. Vol. 102. Art. 1. P. 1—134 + 40 Pl.
Coloman C. Crocuta spelaca (Goldfuss) in pleistocenul superior de la Ripa (bazinul Beius) // Nymphaea, 1978. N 6. P. 183—204.
Cooper S. M. The hunting behaviour of spotted hyenas (Crocuta crocuta) in a region containing both sedentary and migratory populations of herbivores // Afr. J. Ecol. 1990. Vol. 28. N 2. P. 131—141.
East M., Hofer H., Turk A. Functions of birth dens in spotted hyenas (Crocuta crocuta) // J. Zool., 1989. Vol. 219. N 4. P. 690—697.
Eloff F. C. The spotted hyena, Crocuta crocuta (Erxleben) in arid regions of Southern Africa // Publs univ. Pretoria. Nuwe eeks, 1975. N 97. P. 35—39.
Ehrenberg K. Die Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg Niederdonau // Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1938. Bd 17. Hf. 1. 130 S. + 18 Taf.
Ewer R. F The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae of Kromdraai // Proc. Zool. Soc. London, 1954. Vol. 124. Part 3. P. 565—585.
Flinn J., Galiano H. Phylogeny of early Tertiary Carnivora, with a description of a new species of Protictis from the Middle Eocene of northwestern Wyoming // Amer. Mus. Novitates, 1982. N 2725. 64 pp.
Gasaway W C., Mossestad K. T., Stander P. E. Food acquisition by spotted hyenas in Etosha National park, Namibia: predation versus scavenging // Afr. J. Ecol., 1991. Vol. 29. N 1. P. 64—75.
Holekamp K., Smale L. Provisioning and food sharing by lactating spotted hyenas, Crocuta crocuta (Mammalia: Hyaenidae) // Ethology, 1990. Vol. 86. N 3. P. 191—202.
Jamrozy G. Heina cetkowona (Crocuta crocuta Erxleben) — pablinozerca czy drapieznik? // Prz. Zool., 1978. Vol. 22. N 3. P. 292—297.
Klein R., Scott K. Glacial/Interglacial size variation in fossil spotted hyenas (Crocuta crocuta) from Britain // Quaternary Research, 1989. Vol. 32. P 88—95.
Kruuk H. The spotted hyena, a study of predation and social behavior.— Chicago, 1972. 335 pp.
Kurtén B. The status and affinities of Hyaena sinensis Owen and Hyaena ultima Matsumoto // Amer. Mus. Novitates, 1956. N 1764. 48 pp.
Kurtén B. The bears and hyenas of the interglacials // Quaternaria, 1957 Vol. 4. 13 pp.
Kurtén B. The spotted hyaena (Crocuta crocuta) from the Middle Pleistocene of

Mosbach at Wiesbaden, Germany // Soc. Sci. Fennica, Comment. Biol., 1962. Vol. 24. N 13. P. 3—9.
Kurtén B. The Carnivora of the Palestine caves // Acta Zool. Fennica, 1965. N 107. 74 pp.
Kurtén B. Fossile Reste von Hyänen und Bären (Carnivora) aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf // Abh. Zentr. Geol. Inst. Berlin, 1968a. Hf 23. S. 465—484.
Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe.— London, 1968b. 317 pp.
Kurtén B. Crocuta (Hyaenidae) from the Pleistocene of Voigtstedt, Thuringia (G.D.R.) // Quartärpaläontologie, 1986. Bd 6. S. 99—100.
Petter G., Howell C. Une nouvelle espece du genre Crocuta Kaup (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) dans la faune pliocene de Laetoli (Tanzanie): Crocuta dietrichi n. sp.; origine du genre // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. II, 1989. T. 308. P. 1031—1038.
Prasad K. N. The vertebrate fauna from the Siwalik Beds of Haritalyangar, Himachal Pradesh, India // Mem. Geol. Surv. Ind. Paleontol. Indica, 1968. Vol. 39. 55 pp.
Qiu Zhan-Xiang. Die Hyaeniden aus dem Ruscinium und Villafranchium Chinas // Müncher Geowiss. Abh. Reihe A, 1987. Bd 9. S. 1—110.
Schütt G. Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung Crocuta // Mz. Naturw. Arch. Mainz, 1971. Bd 10. S. 29—76.
Schütt G., Hemmer H. Zur Evolition des Lowen (Panthera leo L.) im europaischen Pleistozän // N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1978. Hf 4. S. 228—255.
Sillero-Zubiri C., Gottelli D. Feeding ecology of spotted hyena (Mammalia: Crocuta crocuta) in a mountain forest habitat // Rev. Zool. Afr., 1992. Vol. 106. N 2. P. 169—176.
Soergel W. Hyaena brevirostris Aymard und Hyaena ex aff. crocutta Erxl. aus den Kiesen von Suessenborn // Zeitschr. Deutschen Geol. Gesell., 1936. Bd 88. S. 525—539 + 4 Taf.
Soergel W Die Stellung der Hyaena spelaea Goldf. aus der Lindentaler Hyänenhöhle bei Gera // Beitr. Geol. Thuringen Jena, 1937 Bd 4. Hf 5. S. 171—189.
Sutcliffe A. Spotted hyaena: crusher, gnawer, digester and collector // Nature, 1970. Vol. 227. N 5363. P. 1110—1113.
Sutcliffe A. On the track of Ice Age mammals.— London, 1985. 224 pp.
Tchernov V Faunal turnover and extinction rate in the Levant // (Martin P. and Klein R. eds.) Quaternary extinctions. A prehistoric revolution. Tuscon, 1984. P. 528—552.
Tilson R., Blottnitz F., Henschel J. Prey selection by spotted hyena (Crocuta crocuta) in the Namib Desert // Madoqua, 1980. Vol. 12, N 1. P 41—49.
Toepfer U. Tierwelt des Eiszeitalters.— Leipzig, 1963. 198 S. + 20 Taf.
Turner A. The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa // Geobios, 1990. T. 23. P. 349—368.
Werdelin L. Studies of fossil hyaenas: the genera Thalassictis Gervais ex Nordmann, Palhyaena Gervais, Hyaenictitherium Kretzoi, Lycyaena Hensel and Palinhyaena Qiu, Huang & Guo // Zool. Journ. Linnean Soc., 1988. Vol. 92. P. 211—265.
Werdelin L., Solounias N. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution // Fossils and Strata, 1991. N 30. 104 pp.

Summary

G. F. Baryshnikov

CAVE HYENA, CROCUTA SPELAEA (CARNIVORA, HYAENIDAE) FROM PALEOLITHIC FAUNA OF THE CRIMEA

Remains of *Crocuta spelaea* have been studied from the following 7 Mousterian caves of the Crimea: Prolom 2, Chokurcha, Staroselye, Kosh-Koba, Kiik-Koba, Adzhi-Koba, Ayuvul-Koba. Cave hyena from the Crimean Paleolithic was similar in the sizes and structure of molars to Late Pleistocene *C. spelaea* from Middle Europe and Altai. Cave hyena was characterized by stronger function of the upper carnassial tooth as compared to recent *Crocuta crocuta*, which was related to its life in the temperate latitudes of the Northern Hemisphere. The peculiarity of morphological and ecological adaptations permits to regard cave hyena as a separate species *C. spelaea*. Remains of crocutoid hyenas from the Middle and Late Pleistocene deposits of Europe, Caucasus, Middle Asia, and southern Siberia are assigned to this species. *C. crocuta dorothea* from Paleolithic fauna of Palestine and *C. ultima* from Paleolithic fauna of China probably also belongs to the same species. Cave hyena was a common species in Mousterian fauna of the Crimea, Northern Caucasus and Altai, but its remains are not found or are extremely rare there in the Late Paleolithic sites. Problems of stratigraphic and geographic variation of *C. spelaea* are discussed. In its mode of life *C. spelaea* was most probably similar to recent *C. crocuta* from Africa, but was a more active hunter for ungulate herds. In the Crimea it attacked antelope saiga and wild asses. Many fragments of bones of saiga from Crimean sites come from regurgitation of hyenas and have traces of acid corrosion. Extinction of *C. spelaea* was the result of destruction and disappearance of the large herbivorous mammal assemblage of the mammoth biome in Eurasia.

ISSN 0206—0477. **ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**

СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 599.742.1:591.431.4

Г. Ф. Барышников, А. О. Аверьянов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

МОЛОЧНЫЕ ЗУБЫ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ОТРЯД CARNIVORA)

Часть V

СЕМЕЙСТВА PROTELIDAE И HYAENIDAE

Изучены молочные зубы 3 современных и 6 вымерших видов гиенид и протелид. Строение молочных зубов подтверждает выделение перкрокутидных «гиен» из семейства Hyaenidae. Вместе с земляным волком (*Proteles cristatus*) они образуют семейство Protelidae, которое характеризуется, в частности, значительным смещением назад метаконида на *D*/4. Семейство Hyaenidae не включает иктитериев, которые близки к Viverridae—Herpestidae. В семействе Hyaenidae выделяются несколько независимых линий развития, в частности строение молочных зубов у *Adcrocuta* свидетельствует об отсутствии близких родственных связей между этой формой и группой родов *Pliocrocuta, Pachycrocuta* и *Crocuta*. Впервые обозначены 3 трибы: Hyaenictini, Adcrocutini и Crocutini.

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа является продолжением серии исследований молочной зубной системы Carnivora (Барышников, Аверьянов, 1990, 1992, 1993а, б). Семейство гиеновых (Hyaenidae), первый рассматриваемый нами таксон подотряда Feliformia, является очень компактной группой, особенно по сравнению с Viverridae и арктоидными хищными. Развитие гиеновых происходило главным образом в Старом Свете, только представители рода *Chasmaporthetes* в плиоцене проникли в Северную Америку. Расцвет группы приходится на поздний миоцен (туролий), когда существовало не менее 27 видов гиеновых (Werdelin, 1991) До настоящего времени дожили только 4 вида, относящиеся к 2 семействам — 3 вида настоящих гиен (Hyaenidae) и земляной волк, *Proteles cristatus*, принадлежащий, как будет показано ниже, к семейству перкрокутидных гиен (Protelidae).

Молочные зубы гиеновых сменяются сравнительно поздно (примерно в 1.5 года) и активно используются для обработки пищи, стираясь иногда почти до корней. Этим обстоятельством определяются их довольно большие размеры и сравнительно сложная морфология, во многом повторяющая морфологию их постоянных аналогов. Благодаря этому же обстоятельству ископаемые остатки молодых гиен с молочными зубами довольно часто встречаются в костеносных местонахождениях и известны для большинства вымерших форм (см. видовые очерки). Особенно многочисленны и многократно описаны в литературе ископаемые молочные зубы пещерной гиены, *Crocuta spelaea*, что связано, с одной стороны, с выведением потомства этими животными в пещерах и, с другой стороны, с активным исследованием пещерных стоянок плейстоценового человека археологами и палеозоологами (см., например, Dawkins, 1865).

Морфологические особенности молочных зубов давно использовались для выяснения филогенетических связей различных гиеновых. Так, еще Брэм (1895) приводил сходство в строении молочных зубов земляного волка и настоящих гиен в качестве одного из аргументов принадлежности этих животных к одному семейству Hyaenidae. Описания молочных зубов земляного волка и гиеновых приведены в работах Лехе (Leche, 1909, 1915), который считал, что молочные зубы млекопитающих показывают более древнюю фазу в развитии зубной системы, чем постоянные зубы. Практически только на анализе строения молочных зубов основывалась гипотеза Шмидт—Киттлера (Schmidt—Kittler, 1976; Chen, Schmidt—Kittler, 1983) о дифилии семейства Hyaenidae. По его мнению, представители рода *Percrocuta* и близкие формы развились независимо от других гиеновых и происходят от олигоценовых кошкообразных Proailurinae. Исследование базикраниума и слуховой области недавно найденного черепа перкрокутидной гиены *Dinocrocuta gigantea* подтвердило значительное отличие этих животных от настоящих гиен (Qiu et al., 1988), что позволило исключить их из семейства Hyaenidae и отнести к самостоятельному семейству Percrocutidae (Werdelin, Solounias, 1991, p. 5). К данной группе принадлежит и земляной волк, поэтому это семейство следует по правилу приоритета называть Protelidae.

Сравнительно полная палеонтологическая летопись гиеновых и активное функционирование молочных зубов у этих животных позволяют использовать данные о строении молочной зубной системы для прояснения некоторых спорных вопросов эволюции Hyaenidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Систематика ископаемых гиеновых находится, мягко говоря, в хаотическом состоянии. Мы принимаем номенклатуру Hyaenidae по Верделину и Солуниасу (Werdelin, Solounias, 1991), опубликовавшим недавно ревизию семейства

Это не означает, однако, что мы согласны со всеми филогенетическими выводами этих авторов. Так, в частности, мы исключаем, вслед за Семеновым (1989), Ictitheriinae из состава Hyaenidae. Семейство Hyaenidae, в нашем понимании, состоит из 2 подсемейств: Hyaenictitheriinae Semenov, 1989 (rank nov.) и Hyaeninae. Номинативное подсемейство мы разделяем на 4 трибы, 3 из которых обозначены здесь впервые.

Номенклатура бугорков и схема промеров молочных зубов опубликованы ранее (Барышников, Аверьянов, 1990, рис. 2, 3). Все промеры в тексте и в таблицах даны в мм.

Изучены 14 черепов с молочными зубами 3 современных и 29 фрагментов с молочными зубами 6 вымерших видов гиенид и протелид из коллекций Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге (далее ЗИН), Зоологического музея Московского государственного университета в Москве (ЗММУ), Государственного геологического музея им. В. И. Вернадского в Москве (ГГМВ), Института зоологии Украинской Академии наук в Киеве (ИЗК), Naturhistoriska Riksmuseet в Стокгольме (NRM), Paleontologiska Museet, Uppsala Universitet в Упсале (PMU), Museum National d'Histoire Naturelle в Париже (MNHN), Museo di Geologia e Paleontologia во Флоренции (MGPF), Institut systematyki i ewolucji zwierzat в Кракове (ISEZ) и National Museum of Natural History в Вашингтоне (NMNH)

Proteles cristatus, NMNH № 469887, ♂, ЮАР; NRM №№ A 581694, 583672, 584154, 5845543 и 584544, Трансвааль, ЮАР; MNHN A 1562, ЮАР.

Hyaenictis graeca, MNHN № Pik 3002, голотип, (*dI*/3, *D*/2--4), Греци Пикерми, поздний миоцен (туролий).

Pliocrocuta perrieri, MNHN № 835 (*dI*/3, *dC*/1, *D*/2—4) и без № (*D*/4), Франция, Перрье, средний виллафранк.

Pachycrocuta brevirostris, MGPF №№ 847 (*D*/2—4) и 848 (*D*/3,4), Италия, Верхнее Вальдарно, верхний виллафранк; MNHN № Nih-171 (*D*/2—4), Китай, Нихэвань, ранний виллафранк; PMU № M 2241 (*D*/2,3), Китай, Чжоукоудянь (Loc. 53), средний плейстоцен.

Hyaena hyaena, ЗИН № 10088, без местонахождения (б/м), № 26769, ♂, Туркмения, ЗММУ № S-3023, Африка, № S-51906, Туркмения, NRM № A 582028, б/м.

Adcrocuta eximia, ГГМВ №№ 673д и 676д (*D*/2—4), Гребеники (Украина) и Чобурчи (Молдова), верхний миоцен (мэотис); ИЗК №№ 31 (*D*/3,4), 753/14 (*D*/2—4), 41 (*D*3/), без № (*dI*/*3*, *dC*/1, *D*/2--4), Украина, Гребеники, верхний миоцен (верхний сармат); ИЗК без №№, 3 фрагмента (*dC*1/, *D*2/, *dC*/1, *D*/2—4, *D*/2 и *D*4/), Украина, Новоукраинка, верхний миоцен (верхний сармат); ИЗК № 43—1583, *D*3/ и *D*/4, Украина, Новоелизаветовка, верхний миоцен (мэотис); ИЗК без №, *D*/4, Украина, Новая Эметовка 1, верхний миоцен (верхний сармат).

Crocuta crocuta, ЗИН №№ 1461, ♂, 1465 и 5776, ♂, б/м.

Crocuta spelaea, ISEZ №№ 5847 (*D*/3) и 5898 (фрагмент мандибулы с *D*/2, 3), Польша, пещера Голобец, верхний плейстоцен; ЗИН № 15978 (*D*/2 и *D*/4), Крым, Аювул-Коба, верхний плейстоцен; ЗИН № 15979 (*dC*1/, *D*/4), Крым, Киик-Коба, мустье, верхний плейстоцен; ЗИН № 34402, *D*4/ и *D*/3, Россия, Краснодарский край, Баракаевская стоянка, мустье, верхний плейстоцен; ЗИН № 34403 (*D*/3, 4), Казахстан, пещера Бухтарма, верхний плейстоцен.

Промеры *D*/4 современных и ископаемых гиен обрабатывались одним из

методов многомерной статистики — анализом главных компонент. Расчеты производились на IBM PC AC386SX с помощью модулей DATA, FACTOR и GRAPH из пакета статистических программ SYSTAT

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО PROTELIDAE GEOFFROY, 1851

ПОДСЕМЕЙСТВО PERCROCUTINAE WERDELIN ET SOLOUNIAS, 1991

Род **Percrocuta** Kretzoi, 1938

Percrocuta hobeiensis Chen et Wu, 1976

Описание (по Chen, Schmidt—Kittler, 1983, p. 162, 163, figs. 1, 2). На *dC/1* внутренний цингулид образует утолщение у переднего края, переходящее в небольшой зубчик. На передне-внутренней стороне коронки различим очень слабый вертикальный гребень.

На *D/2* доминирует главная вершина. Передний добавочный бугорок слабый, задний едва различим.

D/3 трехбугорчатый, с заостренными вершинами. Главная вершина очень острая. Передняя добавочная вершина примерно такой же высоты, как и задняя, но более объемистая. Задняя добавочная вершина отделена глубокой бороздкой от главной вершины и имеет 2 эмалевых гребня на задней стороне. Позади задней вершины имеется маленький, но отчетливый цингулид, несущий 3 очень маленьких бугорочка.

Коронка *D/4* вогнута с лингвальной стороны и выпукла лабиально, талонид очень небольшой. Режущие гребни параконида и протоконида (паракристид) очень острые. Протоконид выше параконида и имеет режущий лезвиевидный гребень на его задне-внутреннем крае. Этот гребень спускается к основанию метаконида и образует в нижней части отчетливую выпуклость, отделен от метаконида очень глубокой бороздкой. Метаконид сравнительно крупный, но невысокий, сдвинут значительно назад относительно протоконида и поэтому хорошо виден при виде сбоку. У представителей семейства Hyaenidae метаконид прижат к задне-лингвальной стороне протоконида и при взгляде с лабиальной стороны не виден. Таким образом, у *P. hobeiensis*, как, видимо, у всех перкрокутидных гиен, сдвинутый назад метаконид и острый протокристид с глубокой бороздкой между протоконидом и метаконидом образуют дополнительную режущую структуру на *D/4*, аналогичную главной режущей структуре *D/4* и *M/1*, состоящей из острого паракристида с глубокой бороздкой между параконидом и протоконидом (Mellett, 1981). Этой особенностью перкрокутидные гиены резко отличаются от настоящих гиен (семейство Hyaenidae).

Талонид очень короткий, без бассейна, несет 2 мелких бугорочка на заднем крае. Лингвальный край талонида слабо обо-

соблен от метаконида неглубокой бороздкой. Лабиальный край талонида гораздо ниже лингвального и отделен от протоконида очень глубокой бороздой, идущей вдоль основания задней стенки тригонида от вырезки между протоконидом и метаконидом. С задне-лабиальной стенки метаконида спускается низкий эмалевый гребень, идущий к небольшому бугорку, расположенному в самом центре талонида.

Размеры (длина × ширина, по Chen, Schmidt—Kittler, 1983): *dC*/1 — 7.9×5.4; *D*/2 — 12.8×6.1; *D*/3 — 15.4×7.1; *D*/4 — 18.1×7.0.

Замечания. Описанный материал происходит из среднего миоцена (астараций, MN 6) Яншаня (пров. Хонань, Китай).

К описанным выше молочным зубам *P. hobeiensis* очень близки по строению изолированные зубы, отнесенные к *Percrocuta* aff. *tungurensis* (Colbert, 1939) из астарация (MN 7) Чандира, Турция (Schmidt—Kittler, 1976). На *dC*/1 внутренний цингулюм развит также, как и на экз. из Яншаня, но бугорок спереди отсутствует. *D*/4 (Schmidt—Kittler, 1976, p. 55, Abb. 51; Chen, Schmidt—Kittler, 1983, figs. 3, 9b) по строению практически не отличается от описанного выше *D*/4 *P. hobeiensis*. Центральный бугорок на талониде несколько более крупный. К этому же виду может быть причислен и другой *D*/4 из Чандира, определенный при описании как Hyaenidae sp. I (Schmidt—Kittler, 1976, Abb. 56) Он отличается от *D*/4 *P.* aff. *tungurensis* отсутствием гипоконулида и немного меньшими размерами. К *P.* aff. *tungurensis* отнесены также изолированные *D*4/ и *D*3/ из Чандира (Schmidt—Kittler, 1976, Abb. 49, 50). *D*4/ очень короткий и широкий, с очень низкой коронкой; по отношению длины к ширине коронки он стоит ближе к зубам кошачьих, чем гиеновых. Лабиальный бугорок один, парастилярная лопасть сильно развита. *D*3/ примерно такой же, как у *Hyaena*, но с заметно более коротким талоном и практически без протокона. Парастиль *A* заметно ниже парастиля *B*. Изолированный *D*3/ из нижнего астарация (MN 6) Пашалара, Турция (Schmidt—Kittler 1976, Abb. 41), отнесенный к *Percrocuta miocenica* Pavlovic et Thenius, 1965, отличается от *D*3/ *P.* aff. *tungurensis* лишь несколько лучше развитым протоконом, несущим собственную фасетку стирания.

Род **Dinocrocuta** Schmidt—Kittler, 1976

Dinocrocuta robusta (Lungu, 1978)

Описание (по Лунгу, 1978, с. 64, 65, 69). Молочные зубы с гладкой эмалью. *dI*1,2/ с долотообразными коронками, сжатыми с боков. На латеральной стороне хорошо выражены добавочный бугорок, на медиальной — гребень. Сзади в основании коронки имеется цингулюм. *dI*3/ клыкообразный и намного крупнее *dI*1,2/ По медиальной и латеральным сторонам проходят острые продольные гребни, не заходящие на заднюю поверхность. На заднем крае основания коронки расположен хорошо обособленный бугорок.

Коронка *D*2/ в сечении треугольно-овальная. Главный конус относительно низкий, его продольные гребни слабо выражены.

Задняя часть зуба значительно шире передней и несет небольшой дополнительный бугорок.

*D*3/ длинный и низкий. Протокон крупный, имеет форму округленного бугорка с заостренной вершиной. Парастиль *A* в виде низкого, округленного бугорка. Парастиль *B* хорошо развит. Амфикон значительно выше и в 2 раза длиннее метастиля.

*D*4/ по строению напоминает *M*1/ и характеризуется узкой и очень длинной треугольной коронкой. Состоит из 3 маленьких бугорков, которых поддерживают 3 широко расставленных корня.

Задняя часть *D*/2 шире передней. Коронка в сечении имеет овально-треугольное очертание. Центральный конус узкий и высокий, от его вершины к основанию по переднему и заднему краям проходят острые ребра. Добавочные бугорки хорошо обособлены, причем задний лучше выражен, чем передний. Сзади имеется талонид.

Коронка *D*/3 в продольном сечении четырехугольная. Добавочные бугорки хорошо развиты и достигают почти половины высоты главного конуса. В задней части зуба расположен хорошо выраженный талонид.

D/4 крупнее, чем *D*/3. Параконид почти такой же длины, как и протоконид, но ниже. Протоконид высокий. Метаконид сильно развит, достигает почти половины высоты протоконида и имеет форму острого и хорошо обособленного бугорка. Талонид длинный и несет три маленьких бугорка. Он составляет почти 25% общей длины зуба.

Размеры (длина × ширина, по Лунгу, 1978): *DI*1/ — 6.5×5.5; *dI*2/ — 8.0×7.3; *dI*3/ — 12.0×11.0; *D*2/ — 15.0—15.5×8.0—10.0; *D*3/ — 28.0—39.0×20.0—21.0; *D*4/ — 9.0—10.0×17.0—18.0; *D*/2 — 16.0×7.0; *D*/3 — 20.0×7.5—8.0; *D*/4 — 24.0—25.0×9.0—10.0.

Замечания. Описанный материал происходит из с. Калфа, Молдавия, из отложений «нижнего стратиграфического уровня» среднего сармата (валлезий, MN 9). Первоначально вид был описан в составе рода *Percrocuta*. Как указывал Лунгу (1978, с. 72), он наиболее близок к *P. algeriensis* (Arambourg, 1959) из нижнего валлезия Боу Ханифиа, Алжир (MN 9), типовому виду рода *Dinocrocuta* и поэтому отнесен нами к этому роду. На талониде *D*/4 *D. algeriensis* (Chen, Schmidt—Kittler, 1983, fig. 9c) имеются только 2 бугорка, гребень, идущий от вырезки между протоконидом и метаконидом, более длинный и больше направлен назад, чем у *Percrocuta hobeiensis*.

По-видимому, к этому же виду принадлежит фрагмент очень крупного *D*/3 из местонахождения Грицев, Украина (ИЗК № 22), средний сармат (валлезий, MN 9). Главный конус притупленный, задняя добавочная вершина достигает половины высоты основной. Сзади в основании коронки имеется талонид. Высота зуба ок. 12.0.

Изолированный *D*/4 из среднесарматских отложений с. Варница, Молдова («верхний стартиграфический уровень», валлезий, MN 10), отнесенный к *Percrocuta gigantea* (Schlosser, 1903) (Лунгу, 1978, рис. 20, б), характеризуется крупными размерами, низкой коронкой и крупным притупленным метаконидом, вид-

ным при взгляде сбоку, коротким талонидом с одним бугорком, т. е. признаками, диагностичными для перкрокутидных гиен (Chen, Schmidt—Kittler, 1982). Длина коронки 27.0, ширина 12.0. Судя по последним находкам *P. gigantea* в Китае (Qiu et al., 1988), этот вид должен быть отнесен к роду *Dinocrocuta*.

На *D*/3 *D. algeriensis* из Алжира (Arambourg, 1959, Taf. 3, fig. 4) передняя добавочная вершина очень маленькая, гораздо ниже задней. Главная вершина *D*/3 очень высокая, выше протоконида *D*/4. На *D*/4 (изображен также в работе Schmidt—Kittler, 1976, Abb. 101) протоконид очень острый, в виде равностороннего треугольника, намного выше параконида. Метаконид очень небольшой, его вершина в большей степени приближена к протокониду, чем у *Percrocuta* aff. *tungurensis*. Эмаль молочных зубов, особенно *D*/3, сильно морщинистая. Размеры *D*/3 и *D*/4; длина 19.5, 22.0; ширина 9.0, 8.3; высота 14.2, 12.6; длина талонида *D*/4 — 4.2.

Фрагменты челюстей с *D*3/ и *D*/2—4 из валлезия (MN 9—10) Яшьорена, Турция (Ozansoy, 1965. Pl. 2, fig. 6, 7), являющиеся типовым материалом для *Hyaenyctis piveteaui* Ozansoy, 1965, относятся, по мнению большинства авторов, к *Dinocrocuta senyureki* (Ozansoy, 1957) (Schmidt—Kittler, 1976; Howell, Petter, 1985; Werdelin, Solounias, 1991). Коронки *D*/2, 3, ниже, чем у *D*/4. На *D*/3 задняя добавочная вершина лишь немного выше передней. На *D*/4 параконид сравнительно длинный, на протокониде задний режущий гребень, видимо, отсутствует. Метаконид, хотя и заметный с латеральной стороны, находится, видимо, в положении, характерном для Hyaenidae — у задне-лингвального края протоконида. Талонид сравнительно длинный. В целом *D*/2—4 гораздо больше напоминают молочные зубы гиенид, чем перкрокутид. Весьма вероятно, что данный экземпляр принадлежит представителю семейства Hyaenidae, однако для подтверждения этого вывода необходимо изучение самого материала.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROTELINAE S. STR.

Род **Proteles** I. Geoffroy, 1824

Proteles cristatus (Sparrman, 1783) — Земляной волк

Описание (рис. 1; Leche, 1909. Taf. 9, Abb. 9, 10). Молочная зубная система земляного волка сильно редуцирована, причем в большей степени редуцированы коренные, тогда как резцы и клыки сопоставимы по размерам с зубами других гиен. Строение молочных зубов довольно изменчиво, особенно коренных, что вообще характерно для зубов, не участвующих в окклюзии.

Резцы *dI*1,2/ и *dI*/1—3 с простыми расширяющимися к вершине коронками. *dI*3/ более клыкообразный, с заостренной вершиной. На *dI*/3 имеется хорошо выраженный бугорок на лабиальном крае коронки. Молочные резцы на изученных экземплярах обычно заметно стерты.

Молочные клыки с невысокой коронкой и притупленной вершиной. В основании коронки *dC*/1 с лингвальной стороны имеется слабый поясок.

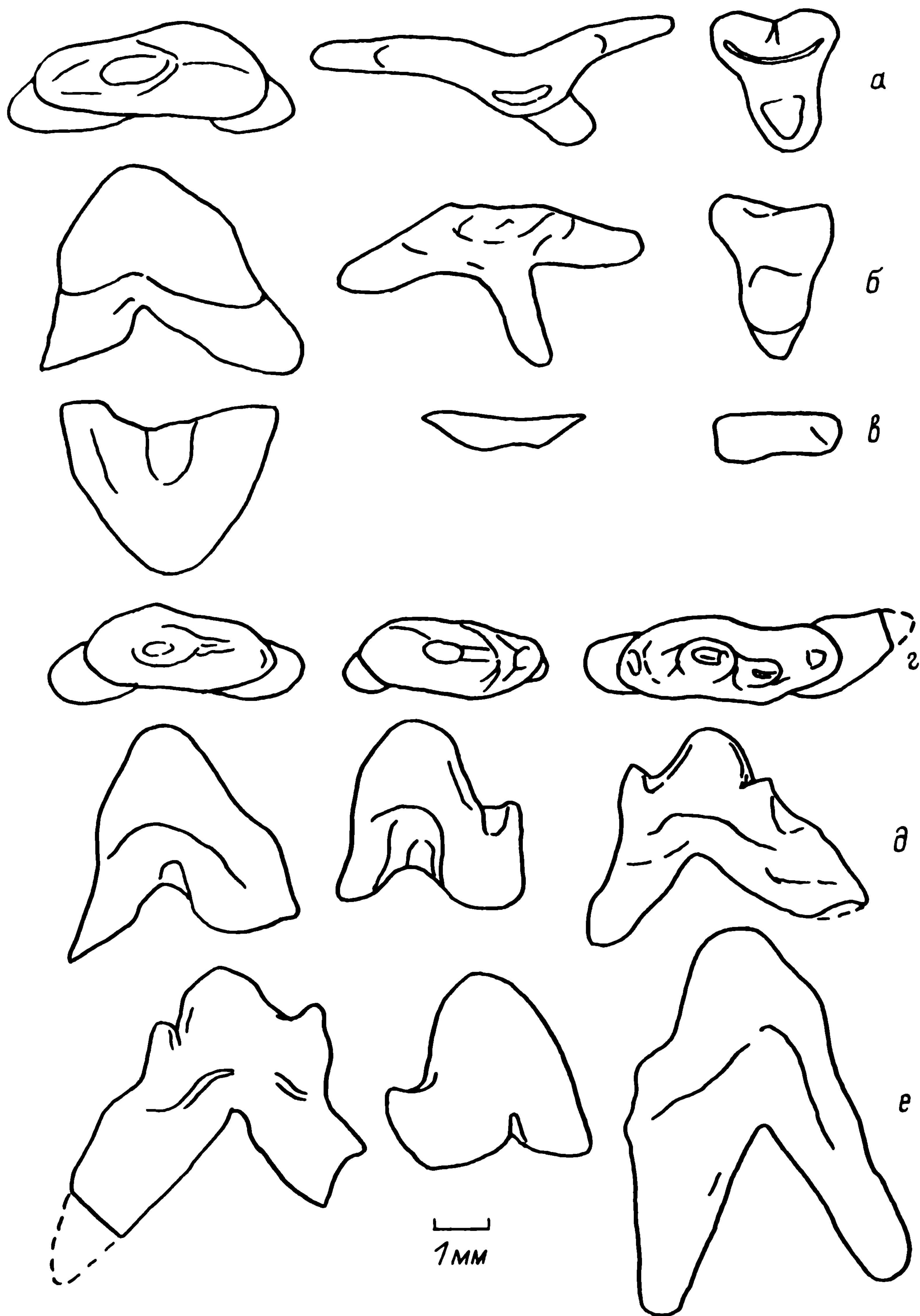


Рис. 1 Молочные зубы *Proteles cristatus*, *NRM* № А584544:
а—в — *D*2 4/, сверху, изнутри и снаружи, *г—е* — *D*/2 -4, сверху, изнутри и снаружи

Fig. 1. Deciduous teeth of *Proteles cristatus*, *NRM* № A584544:
*D*2—4/ occlusal, lingual and labial views; *г—е* — *D*/2- 4, ocelusal, lingual and labial vi

Таблица 1. **Размеры молочных зубов у Proteles cristatus**

Table 1. **Measurements of deciduous teeth of Proteles cristatus**

Промеры.	Верхние зубы			Нижние зубы		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*
		*dI*1/			*dI*/1	
Длина	4	1.2—1.4	1.4±0.05	6	1.1—2.0	1.5±0.16
Ширина	4	1.4—1.7	1.6±0.09	6	1.0—2.0	1.5±0.17
Высота	4	1.5—2.0	1.8±0.12	6	1.3—2.4	1.8±0.18
		*dI*2/			*dI*/2	
Длина	5	1.7—2.3	1.8±0.12	5	1.5—1.8	1.6±0.06
Ширина	5	1.4—2.3	2.0±0.18	5	1.4—1.8	1.6±0.08
Высота	5	1.5—2.4	2.1±0.17	5	1.7—2.4	2.0±0.12
		*dI*3/			*dI*/3	
Длина	4	1.9—2.2	2.0±0.06	6	1.5—2.0	1.7±0.08
Ширина	4	2.3—3.0	2.6±0.16	6	2.1—3.0	2.5±0.13
Высота	4	2.2—3.1	2.7±0.19	6	1.8—4.1	2.6±0.35
		*dC*1/			*dC*/1	
Длина	6	3.2—3.9	3.5±0.11	6	3.1—3.6	3.4±0.08
Ширина	6	1.8—2.4	2.2±0.08	6	2.0—2.5	2.3±0.07
Высота	6	5.8—7.4	6.6±0.22	6	4.6—8.1	5.9±0.52
		*D*2/			*D*/2	
Длина	6	2.2—3.7	2.8±0.22	5	2.2—3.1	2.6±0.17
Ширина	6	1.0—1.8	1.3±0.11	5	1.0—1.4	1.2±0.07
Высота	6	1.7—2.9	2.3±0.16	5	1.9—2.6	2.3±0.15
		*D*3/			*D*/3	
Длина	6	2.5—3.4	2.9±0.15	6	2.7—3.5	3.1±0.11
Длина талона	5	0.5—1.1	0.7±0.11			
Длина метастиля	5	0.0—0.9	0.2±0.18			
Ширина	6	1.6—2.6	2.2±0.17	6	1.1—1.4	1.2±0.05
Ширина талона	5	0.3—1.0	0.6±0.12			
Высота	6	0.8—2.5	1.4±0.25	6	2.5—2.7	2.5±0.03
		*D*4/			*D*/4	
Длина	5	1.8—3.0	2.3±0.22	6	3.3—3.8	3.6±0.09
Длина талонида				6	0.3—0.9	0.6±0.09
Ширина	5	1.1—2.5	1.9±0.26			
Ширина тригонида				6	1.2—1.6	1.3±0.07
Ширина талонида				6	0.3—1.0	0.6±0.12
Высота	4	1.0—1.2	1.1±0.05	6	1.8—3.0	2.2±0.17

Молочные коренные разделены значительными промежутками. D2/2 сравнительно крупные, D2/ самый крупный среди коренных верхней челюсти. Коронки одновершинные, на D/2 имеется слабо выраженная выпуклость коронки сзади, на месте задней добавочной вершины. Корней 2.

D3/ сильно редуцирован, очень маленький и невысокий, без режущих гребней, даже рудиментарных. На месте амфикона и метастиля иногда имеются лишь слабые возвышения коронки, либо коронка одновершинная. Парастили полностью отсутствуют. Протокон отсутствует. Талон обычно в виде очень слабого выступа эмали, иногда не выражен, однако имеется сравнительно крупный лингвальный корень, поддерживающий талон. Три корня широко расставлены.

D4/ заметно выше и шире D3/, коронка треугольной в плане формы. Метакон и паракон слиты в единый лабиальный гребень, выпуклый лингвально. Эктофлексус отчетливый, расположен в центре лабиального края зуба. Талон хорошо развит, протокон в виде низкого гребня. Пре- и постпротокриста и стили не развиты.

D/3 уступает по размерам D/2 (у других Protelidae и Hyaenidae обычно намного крупнее). Передняя добавочная вершина отсутствует, задняя иногда имеется в виде очень невысокого бугорка на сравнительно длинном «талониде».

D/4 сильно варьирует в размерах (табл. 1) и морфологии, обычно не превышает по высоте D/3. Режущие гребни на тригониде не развиты. Параконид — очень маленький, но отчетливый бугорок. Протоконид высокий, с притупленной вершиной. Метаконид либо меньше параконида, либо крупный, выше последнего и лишь немного уступает по высоте протокониду. Метаконид сдвинут назад относительно протоконида так, что виден при взгляде сбоку (признак, отличающий перкрокутидных гиен от представителей семейства Hyaenidae). Талонид сравнительно длинный и узкий (уже тригонида), без бассейна, расположен очень низко, иногда имеет один невысокий заостренный бугорок в центральной части.

Замечания. Взрослые земляные волки характеризуются высокой степенью специализации к питанию термитами, в основном особями только одного из видов этих насекомых (Werdelin, Solounias, 1991).

СЕМЕЙСТВО HYAENIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО HYAENICTITHERIINAE SEMENOV, 1989

Род **Hyaenictitherium** Kretzoi, 1938

Hyaenictitherium namaquensis (Stromer, 1931)

Описание (по Chen, Schmidt—Kittler, 1983, figs. 7, 8c). D/4 с относительно слабо развитыми режущими гребнями протоконида и параконида, крупным метаконидом и талонидом. Параконид низкий, заметно ниже протоконида и даже уступает в высоте

метакониду. Паракристид короткий. Талонид с хорошо развитым бассейном и 3 бугорками. Бугорки талонида островершинные, гипоконид занимает более переднее положение, чем энтоконид. Последний отделен глубокой бороздой от метаконида. Гипоконулид невысокий, но по ширине основания не уступает энтокониду.

Замечания. Описанный зуб происходит из русциния (MN 14—15) Намибии (по Werdelin, Solounias, 1991: по Chen, Schmidt—Kittler, 1983 из верхнего миоцена).

ПОДСЕМЕЙСТВО HYAENINAE S. STR.

ТРИБА HYAENICTINI TRIB. NOV.

Род **Hyaenictis** Gaudry, 1861

Hyaenictis graeca Gaudry, 1861

Описание (изображения см. Gaudry, 1862, Pl. 15, fig. 6). *dI*/3 довольно крупный, с острой вершиной. Передняя стенка слабо ассиметричная, со слабо обособленным латеральным зубчиком. Изнутри от вершины коронки идет гребень, разделяющий более выпуклую внутреннюю и более вогнутую наружную части. По лабиальной стороне коронки проходит невысокий валик, достигающий латеральный зубец.

D/2 невысокий, с относительно высоким и хорошо развитым задним бугорком.

D/3 с тремя массивными вершинами и более мелким задним зубцом, имеющим вид поперечного гребня. Передняя добавочная вершина хорошо обособлена от основной вершины. Задняя добавочная вершина сравнительно высокая, короткая, сближена с основной вершиной. Коронка расширена в заднем отделе.

На *D*/4 протоконид очень короткий, массивный, заметно короче параконида. С лингвальной стороны в основании тригонида расположен сильно развитый цингулид (не наблюдается у других изученных гиенид). Метаконид относительно крупный, прижат к задне-лингвальной стороне протоконида. Талонид крупный, широкий. Энтоконид сравнительно крупный, по размерам лишь немногим уступает метакониду и расположен непосредственно за последним.

Промеры, *dI*/3: длина — 5.7, ширина — 4.3, высота — 6.0, *D*/2: длина — ок. 14.0, ширина — ок. 5.5, *D*/3: длина — ок. 16.5, ширина — ок. 7.2, *D*/4: длина — 20.2, длина талонида — 6.3, ширина талонида — 5.5.

Замечания. Данный экземпляр (MNHN N Pik 3002) происходит из местонахождения Пикерми, Греция (туролий, MN 12) и является голотипом вида. Следует отметить, что на *M*/1 метаконид практически отсутствует.

К *Hyaenictis graeca* отнесены изолированные молочные зубы (*D*2/, *D*3/, *D*4/, *D*/3 и *D*/4) из верхнего миоцена Бени Мелал, Марокко (Ginsburg, 1977, Pl. 3, figs. 9—11, 13). На *D*4/ имеется только одна лабиальная вершина.

Род **Chasmaporthetes** Hay, 1921

Chasmaporthetes lunensis (Del Campana, 1914)

Описание (по Сотниковой, 1994, с. 120). *D*2/ трехбугорчатый, передний бугорок его слабый, неотчетливый, задний крупный, хорошо обособлен. Длина зуба 13.2, ширина 6.0.

*D*3/ относительно крупный, имеются парастили *A* и *B*, протокон находится на уровне амфикона. Метастиль значительно ниже амфикона. Длина зуба 20.3, ширина 12.2.

D/4 без метаконида, с относительно небольшим двухбугорчатым талонидом. Длина зуба 19.3, ширина 7.3.

Замечания. Материал отнесен к типовому подвиду и происходит из местонахождения Шамар в Монголии (ранний виллафранк, MN 16). *D*/4 у *Ch. l. odessanus* Sotnikova, 1994 из нижнего виллафранка Одесских катакомб по размерам (длина 20.4, ширина 8.0) и строению не отличается от *D*/4 номинативного подвида (Сотникова, 1994, табл. 4).

Из позднеплиоценовых отложений Айдахо, США описан изолированный *D*4/, с сомнением причисленный к Hyaenidae (Bjork, 1970, fig. 25b). На этом зубе парастилярный отдел слабо развит, паракон и метакон раздельные, последний бугорок более высокий, протокон слабо выражен. Длина зуба 8.8, ширина 12.2 мм. Зуб может принадлежать представителю *Chasmaporthetes*, хотя не исключена его принадлежность к Canidae.

ТРИБА HYAENINI S. STR.

Род **Parahyaena** Hendey, 1974

Parahyaena brunnea (Thunberg, 1820) — Бурая гиена

Молочные зубы бурой гиены авторами не изучались. Изображения молочных зубов *P. brunnea* имеются в работе Эренберга (Ehrenberg, 1938, Taf. 16, fig. 1c, d, 2c; Taf. 17, fig. 2b; Taf. 18, fig. 1d, 2c). Молочные коренные у бурой гиены более крупные, чем у *Hyaena* и *Crocuta*. *D*2/ относительно очень крупный, с высокой вершиной и крупным задним добавочным зубцом. *D*3/ больше похож на соответствующий зуб *Hyaena*, с заметно уменьшенным талоном. Парастили *A* и *B* хорошо развиты. *D*4/ в виде короткого поперечного столбика, редуцирован в существенно большей степени, чем у других современных гиен. *D*/2 и *D*/3 крупные, развернуты под углом к продольной оси челюсти. На *D*/2 имеются передняя и задняя добавочные вершины. На *D*/3 передняя добавочная вершина немного выше задней. «Талонид» позади *D*/3 не развит. *D*/4 с высокими режущими параконидом и протоконидом и сравнительно длинным талонидом. Метаконид небольшой, но отчетливый. На талониде гипоконид и энтоконид хорошо развиты, бассейн отсутствует.

D/2—4 у *Parahyaena* несколько крупнее, чем у *Hyaena* и *Crocuta*, причем *D*/2 относительно более крупный. По пропорциям нижних молочных зубов *P. brunnea* близка к *Pliocrocuta perrieri* (Kurtén, 1956, fig. 7). Средние значения длины молочных зубов (по 2 экз.): *D*/2 — 13.3, *D*/3 — 16.8, *D*/4 — 19.5 (по Kurtén, 1956, tabl. 8).

Род **Hyaena** Brunnich, 1771

Hyaena hyaena (Linnaeus, 1758) — Полосатая гиена

Описание (рис. 2). Коронки верхних молочных резцов на всех экземплярах сильно стерты. В основании коронок *dI*2,3/ и *dI*/3 сзади расположен поясок.

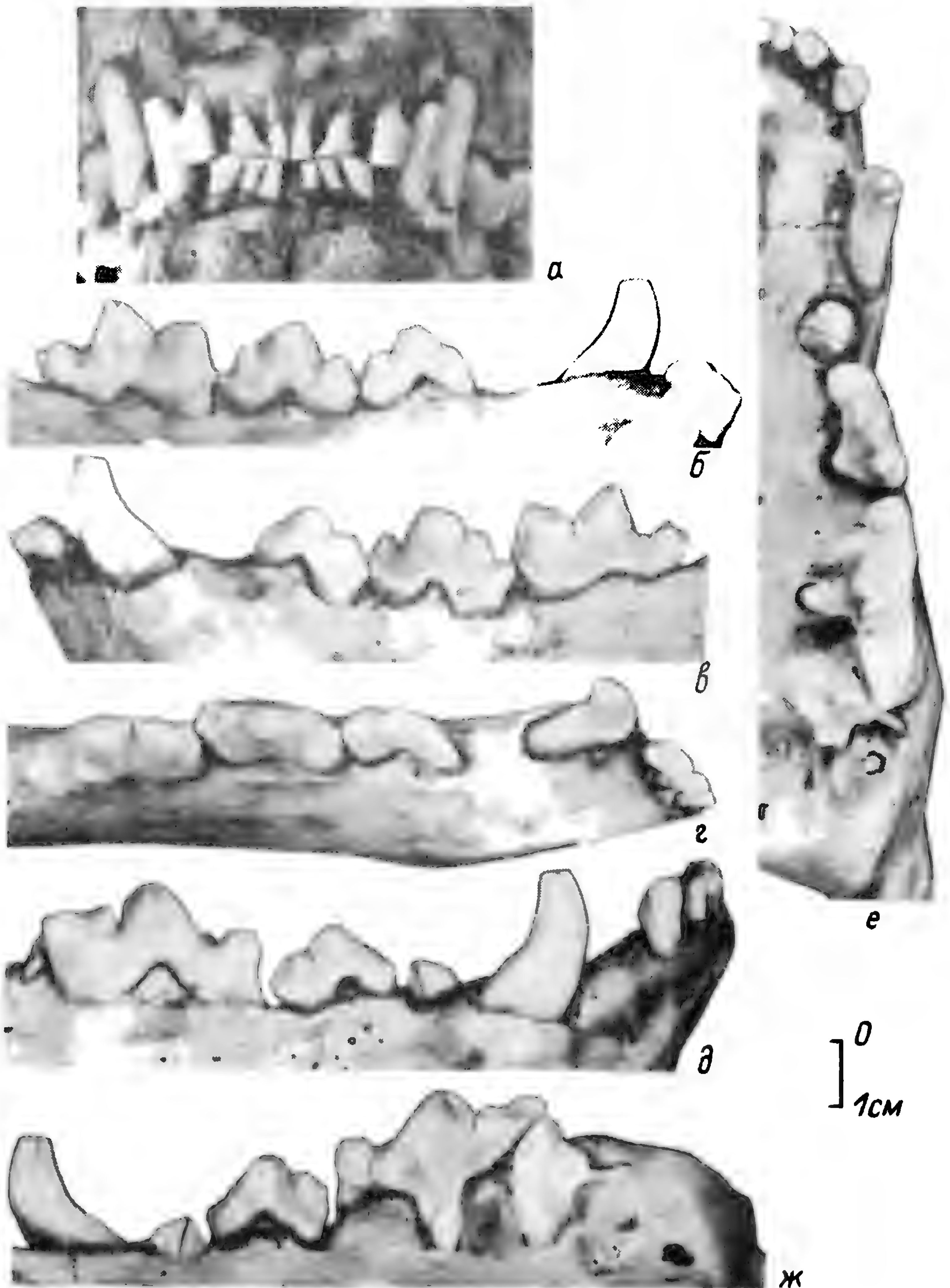


Рис. 2. Молочные зубы *Hyaena hyaena*, ЗИН № 26769:
а спереди; *б, ж* изнутри; *в, д* снаружи; *г, е* сверху

Fig. 2. Deciduous teeth of *Hyaena hyaena*, ZIN № 26769:
anterior; *б, ж* — lingual; *д* — lateral; *г, е* — occlusal views

Лингвальная сторона коронки *dC*1/ слабо вогнута, по ее заднему краю идет гребень. У основания коронки *dC*/1 с лингвальной стороны имеется отчетливый валик, образующий спереди бугорок.

Коронка *D*2/ и *D*/2 относительно высокая, трехвершинная. Оба зуба с 2 корнями. Задняя добавочная вершина на обоих зубах крупнее передней. Позади нее заметен отчетливый поясок. Цингулюм тянется вдоль всей коронки *D*2/ с лингвальной стороны, где он образует слабый протоконовый выступ.

*D*3/ крупный (табл. 2), по строению напоминает аналогичные зубы Canidae и Viverridae. Парастиль *A* очень крупный, в виде притупленного мощного бугра. Парастиль *B* еще крупнее, но с более притупленной вершиной. Оба бугорка затрагиваются стиранием. Амфикон высокий, мощный, обычно сильно стирается. Метастиль низкий и сравнительно короткий, его гребень сильно стирается. Талон располагается в центре зуба, сильно вытянут лингвально. Протокон высокий, мощный в основании, с заостренной вершиной. На протоконе обычно имеется фасетка стирания с лингвальной стороны. Пре- и постпротокриста на *D*3/ не различимы.

*D*4/ треугольной в плане формы. По сравнению с *D*4/ Canidae область метакона значительно развернута лингвально. Парастилярная лопасть направлена лабиально, парастиль не выражен. Паракон выше метакона, его основание занимает большую площадь. Метастиля нет. Эктоцингулюм хорошо выражен. Эктофлексус слабый. Протокон мощный и высокий, с заостренной вершиной. Конули не выражены. Бассейн талона широкий.

D/3 с трехвершинной коронкой. Передняя добавочная вершина хорошо обособлена от основной, задняя сливается с задним продольным гребнем основной вершины и заметно выше передней. Сзади в основании коронки имеется отчетливый поясок или бугорок.

D/4 крупный, немного длиннее *D*/3 (табл. 3). Протоконид и параконид крупные, занимают практически весь тригонид. Паракристид и протокристид образуют режущие гребни. Метаконид сравнительно небольшой и невысокий, прижат к задне-лингвальному краю протоконида и не виден при взгляде с лабиальной стороны. В основании тригонида с передней и лабиальной сторон присутствует отчетливый цингулид, образующий спереди небольшой бугорок.

Талонид широкий и относительно короткий, составляет 30.0—36.5% от длины зуба. Он состоит из 3 бугорков и небольшого бассейна, открывающегося лингвально узкой бороздкой. Гипоконид и энтоконид хорошо развиты, в виде острых бугорков, иногда соединены друг с другом низким поперечным гребнем. Энтоконид несколько выше гипоконида. Гипоконулид — существенно более низкий бугорок с отогнутой назад вершинкой. Иногда позади гипоконулида имеется короткий цингулид.

Таблица 2. **Размеры верхних молочных зубов у некоторых Hyaenidae**

Table 2. **Measurements of upper deciduous teeth of some species of Hyaenidae**

Промеры,		*Hyaena hyaena*			*Crocuta crocuta*			*Adcrocuta eximia*	*Pliocrocuta perrieri*
		n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	*n*=3	*n*=2
*dI*1/	длина	1	2.7	—	2	2.6, 2.7	—		
	ширина	1	2.5	—	2	2.1, 2.3	—		
	высота	1	1.4	—	2	2.8, 3.6	—		
*dI*2/	длина	2	3.2, 3.3	—	2	3.0, 3.1	—		
	ширина	2	3.0, 4.2	—	2	2.7, 3.1	—		
	высота	2	2.2, 3.2	—	2	4.0, 4.3	—		
*dI*3/	длина	3	4.0—4.4	4.2±0.12	2	4.0, 4.0	—		
	ширина	3	4.1—4.5	4.3±0.12	2	3.6, 4.0	—		
	высота	3	4.7—6.0	5.4±0.38	2	6.2, 6.4	—		
*dC*1/	длина	3	6.3—7.2	6.6±0.29	3	6.0—6.4	6.1±0.13	8.7	
	ширина	3	4.2—5.2	4.8±0.31	3	4.3—5.4	4.8±0.33	5.8	
	высота	3	11.3—18.6	15.2±2.13	3	11.6—12.4	12.0±0.23	10.0	
*D*2/	длина	4	13.1—14.5	13.7±0.33	2	10.6, 10.7	—	11.8	15.9, 16.7
	ширина	4	6.2—7.6	6.8±0.31	2	5.4, 6.3	—	5.5	8.5, 9.3
	высота	4	7.0—7.6	7.3±0.13	2	6.4, 6.7	—	5.3	7.9, 8.1
*D*3/	длина	3	20.7—22.2	21.4±0.43	3	19.4—20.3	19.8±0.27	24.3	23.5, 24.2
	длина талона	3	4.1—4.9	4.4±0.25	3	4.5—5.7	4.9±0.38	4.8	4.1, 4.7
	длина метастиля	3	7.4—8.2	7.7±0.25	3	7.0—7.4	7.2±0.12	11.3	7.7, 8.3
	ширина	3	12.1—12.8	12.4±0.22	3	11.3—13.0	12.4±0.54		
	ширина талона	3	4.3—6.4	5.4±0.61	3	5.7—5.8	5.8±0.03		
	высота	3	8.0—9.6	8.9±0.47	3	10.6—12.4	11.3±0.57	11.0	
*D*4/	длина	3	8.0—9.0	8.5±0.29	2	10.2, 10.3	—	15.5	
	ширина	3	11.8—14.9	13.3±0.90	2	14.0, 14.1	—	8.5	
	высота	3	3.4—4.1	3.7±0.20	2	4.0, 4.2	—	4.9	

Таблица 3. **Размеры нижних молочных зубов у некоторых Hyaenidae**

Table 3. **Measurements of lower deciduous teeth of some species of Hyaenidae**

Промеры,	*Hyaena hyaena*			*Crocuta crocuta*, $n=3$		*Adcrocuta eximia*			*Pliocrocuta perrieri*	*Pachycrocuta brevirostris*		
	n	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	$n=3$	n	lim	$M \pm m$
dI/1 длина	2	2.0, 2.1	—	1.6—2.0	1.9±0.13							
ширина	2	1.6, 2.0	—	1.5—2.0	1.8±0.15							
высота	2	2.0, 2.4	—	2.4—3.1	2.7±0.22							
dI/2 длина	3	2.3—2.6	2.5±0.09	2.2—2.4	2.3±0.07							
ширина	3	2.2—2.5	2.4±0.09	2.4—2.7	2.5±0.10							
высота	3	2.3—3.4	3.0±0.37	2.7—3.4	3.1±0.21							
dI/3 длина	4	2.3—4.5	3.4±0.45	2.5—3.0	2.7±0.15	1	3.4	—	4.1			
ширина	4	3.0—4.3	3.7±0.27	3.3—3.7	3.4±0.13	1	4.9	—	4.5			
высота	4	3.0—4.3	3.8±0.29	3.2—3.9	3.6±0.21	1	4.8	—	4.8			
dC/1 длина	4	6.2—7.6	6.9±0.30	5.4—6.0	5.7±0.17	3	7.2—9.6	8.2±0.71	7.8, 8.5			
ширина	4	4.0—5.0	4.5±0.28	4.1—4.6	4.3±0.15	3	4.5—5.0	4.8±0.15	5.7, 6.3			
высота	4	10.5—16.6	12.8±1.46	12.2—14.3	13.0±0.67	3	8.3—9.1	8.7±0.23	12.3			
D/2 длина	3	11.4—13.2	12.0±0.58	8.5—9.4	9.0±0.26	6	9.9—12.0	10.5±0.37	13.3, 13.6	2	15.1, 16.5	
ширина	3	5.4—6.3	5.8±0.27	4.7—5.1	4.9±0.12	6	4.3—6.0	4.9±0.25	6.4, 6.9	3	5.2—9.1	7.5±1.19
высота	3	5.4—8.3	7.2±0.90	6.1—6.6	6.4±0.15	6	5.7—6.8	6.3±0.18	5.7, 6.9	2	7.3—8.9	
D/3 длина	3	14.6—15.8	15.3±0.35	13.5—14.4	13.9±0.26	5	12.6—14.3	13.0±0.32	16.6, 17.1	4	14.4—21.1	18.6±1.46
ширина	3	6.4—7.0	6.8±0.20	6.3—6.7	6.5±0.12	5	5.3—6.4	5.9±0.24	7.3, 8.2	4	6.0—10.7	8.8±1.00
высота	3	8.7—9.5	9.1±0.23	8.4—9.3	8.9±0.27	5	8.2—9.7	9.0±0.26	9.5, 11.0	4	9.4—14.4	11.7±1.06
D/4 длина	3	16.7—18.1	17.3±0.43	18.2—19.1	18.6±0.27	8	17.5—20.3	18.8±0.47	18.7, 19.3	3	17.5—24.1	20.8±1.91
длина талонида	3	5.1—6.1	5.7±0.32	6.4—7.2	6.7±0.25	8	4.4—5.7	5.2±0.25	4.0, 4.3	3	3.7—5.5	4.6±0.52
ширина тригонида	3	6.6—7.7	7.1±0.32	9.3—10.0	9.7±0.20	8	6.2—7.4	6.8±0.14	7.9, 8.0	3	7.2—9.8	8.6±0.76
ширина талонида	3	6.0—6.4	6.1±0.13	3.5—4.8	4.0±0.39	8	5.3—6.5	6.1±0.13	5.8, 6.1	3	5.3—8.1	6.5±0.83
высота	3	9.0—10.2	9.4±0.38	4.8—5.3	5.0±0.15	7	10.0—11.7	11.0±0.24	10.2, 10.2	3	10.1—11.3	11.7±1.09

Замечания. Молодые полосатые гиены до 2-месячного возраста питаются исключительно молоком матери и только позже начинают есть мясо. Длительный период питания детенышей молоком — своеобразное приспособление для постепенного перехода на взрослую пищу, так как щенки в раннем возрасте не смогли бы кормится падалью и особенно костями. В возрасте 5 месяцев еще идет смена молочных коренных (Гептнер, Слудский, 1972). В очерке о полосатой гиене Алиев (1976, с. 147) пишет, что «в отличие от собак и почти всех других наземных хищников детеныши гиены появляются на свет с уже открытыми глазами и сразу же могут бегать. У них уже есть почти все резцы и все 4 клыка длиной в 0.5 см».

Однако цитированный выше текст заимствован без изменений из русского перевода книги Гржимека (1973, с. 143) и относится к пятнистой гиене. По наблюдениям в зоопарке у щенков полосатой гиены молочные резцы начинают прорезываться на 17 день, клыки — на 51 день, хищнические зубы — на 63 день. Смена зубов начинается с 6 и заканчивается к 14 месяцам, лактация длится 4 месяца (Топчий, Бондаренко, 1990). Щенки полосатой гиены в возрасте 39 дней начинают поедать мясо (Rieger, 1979).

ТРИБА ADCROCUTINI TRIB. NOV.

Род **Adcrocuta** Kretzoi, 1938

Adcrocuta eximia (Roth et Wagner, 1854)

Описание (рис. 3). *dI*/3 относительно крупный, с долотообразной невысокой коронкой. В основании коронки спереди по медиальному краю идет мощный валик.

*dC*1/1 сравнительно небольшие, с невысокой притупленной коронкой. В основании коронки *dC*/1 с лингвальной стороны имеется короткий валик, иногда образующий спереди небольшой бугорок.

Имеющийся *D*2/ сильно стерт. Боковые вершины слабо развиты.

*D*3/ обычного для гиен строения с мощным парастилем *A* и хорошо развитым парастилем *B*. Метастиль низкий и длинный. Вершина и лингвальный склон амфикона и режущий гребень метастиля обычно сильно стерты.

*D*4/ треугольной в плане формы, с очень глубоким и резким эктофлексусом. Протокон в виде невысокого зубца. Пре- и постпротокриста хорошо развиты. Паракон и метакон — невысокие бугорки, первый из них немного выше.

Нижние молочные коренные зубы расположены в одну линию, не развернуты вдоль продольной оси челюсти. *D*/2 имеет простую конусовидную коронку, боковые вершины практически не выражены. Иногда сзади в основании коронки присутствует маленький острый бугорок.

Коронка *D*/3 трехвершинная, с небольшим талонидом, несущим один крупный, реже 2 небольших бугорка. Боковые вершины небольшие, примерно равные по размерам и достигают половины высоты основной вершины.

D/4 обычного типа, с высоким и относительно коротким протоконидом. В основании тригонида с лабиальной стороны идет

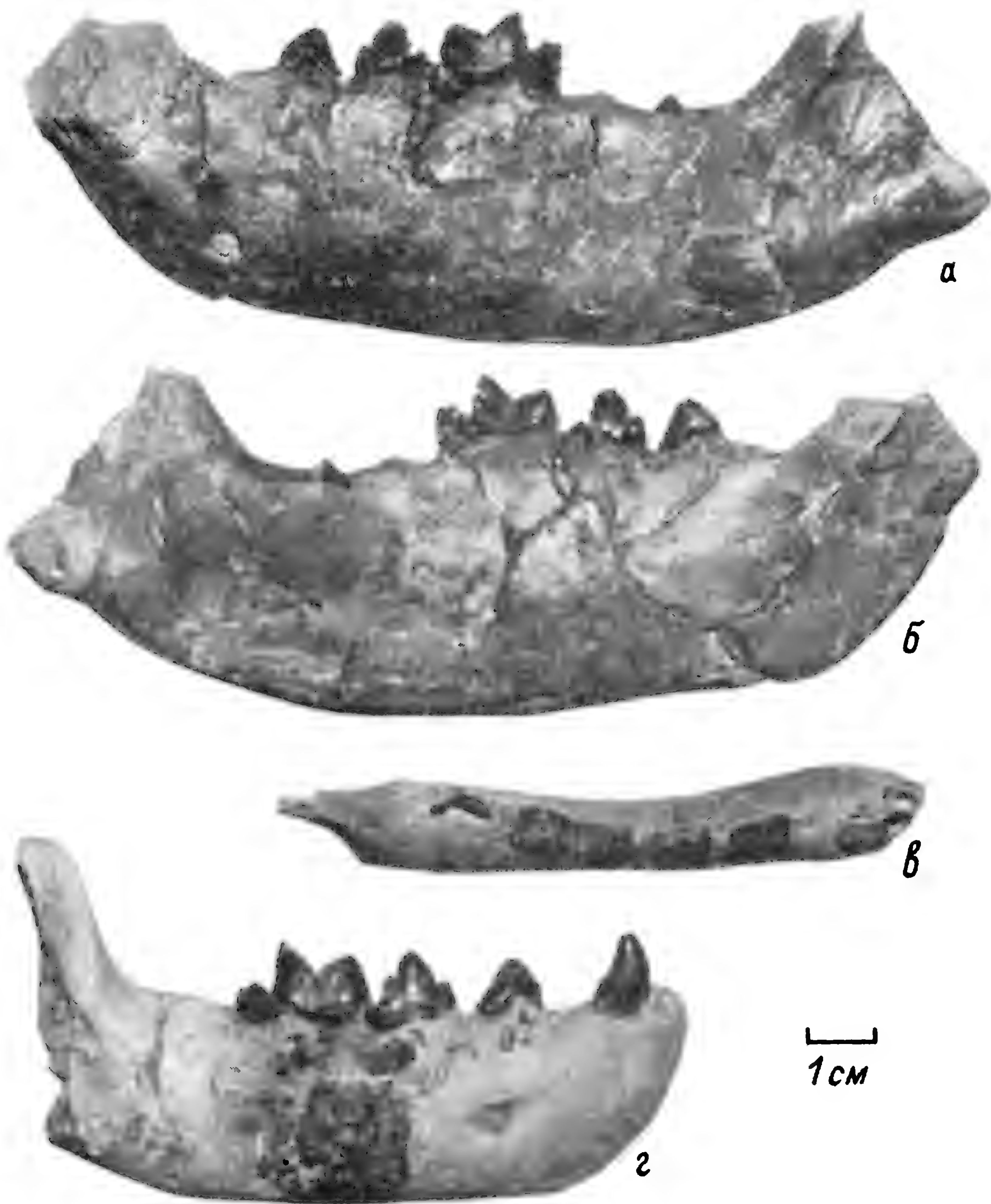


Рис. 3. Нижние молочные зубы *Adcrocuta eximia:*
а, *б* ГГМВ № [illegible]д. *D*/3–4, Чобурчи, Молдова (снаружи и изнутри); *в*, ГГМВ № 673д, *dC*/1, *D*/3 4, Гребеники, Украина (сверху и снаружи)

Fig. 3. Lower deciduous teeth of *Adcrocuta eximia:*
б — GGMV № 676д, *D*/3–4, Choburchi, Moldova (labial and lingual views); *в*, GGMV № 673д, *d*I/1, *D*/3–4, Grebeniki, Ukraine (occlusal and labial views)

заметный цингулид. Метаконид очень маленький и невысокий, но отчетливый, прижат к задне-лингвальной стенке протоконида и не виден при взгляде с лабиальной стороны. Метаконид имеется на 6 экз. из 8 просмотренных *D*/4 (75%). Тригонид сравнительно крупный, с 3 бугорками, из которых наиболее развит энтоконид. Гипоконид небольшой, иногда практически отсутствует. Энтоконид заметно выше гипоконида и имеет длинный энтокристид, идущий до основания метаконида. Гипоконулид всегда хорошо развит, в виде острого бугорка, обычно превышает по размерам гипоконид.

Размеры. Промеры изученных авторами молочных зубов *A. eximia* приведены в табл. 2 и 3. Промеры молочных зубов *A. eximia* из Пикерми (по Pilgrim, 1931): *D*/2: длина — 9.0, 11.0, 11.0, ширина — 5.0, 5.5; *D*/3: длина — 13.0, 13.0, 14.0, ширина — 6.0, 6.5; *D*/4: длина — 18.0, ширина 6.0 мм; из Монт-Леберон, Франция (MN 12) (по Gaudry, 1873): длина *D*/2 — 11.0, *D*/3 — 14.0, *D*/4 — 19.0. Промеры молочных зубов *A. eximia* из Китая (по Zdansky, 1924): *dI*1/: длина 3.0, ширина 2.1; *dI*2/: длина 3.6, ширина 3.0; *dI*3/: длина 5.0, ширина 3.3; *dC*1/: длина 6.9, ширина 4.7; *D*2/: длина — 9.8, 10.7, 10.2, ширина — 5.7, 4.8, 5.3; *D*3/: длина 21.3, 24.2, 21.0. 21.3, ширина — 12.0, 15.0, 12.0, 11.5; *D*4/: длина — 7.6, 8.2, 7.4, 8.3, ширина — 14.4, ?14.0, 13.5, 14.8; *dI*/2: длина 2.7, ширина 2.3; *dI*/3: длина 4.1, ширина 4.1; *dC*/1: длина 6.9, ширина 4.6; *D*/2: длина — 10.9, 10.2, ширина — 5.4, 3.8; *D*/3: длина — 14.4, 12.9, ширина — 6.4, 5.9; *D*/4: длина — 18.7, 16.6, 19.3, ширина — 6.6, 6.2, —.

Замечания. Описанный материал происходит из позднесарматских — мэотических местонахождений Молдовы и Украины (туролий, MN 11 и 12). Обе нижнечелюстные кости *A. eximia* с *D*/2—4 из Гребеников и Чобурчи из колл. ГГМВ изображены в работе Павловой (Pavlov, 1915, Pl. 7, fig. 16, 17). Нижнечелюстные кости *A. eximia* с *D*/2—4 описаны также из туролия (MN 12) Пикерми (Gaudry, 1862, Pl. 12, fig. 6) и о. Самос (Chen, Schmidt—Kittler, 1983, figs. 5, 8a), Греция, и Новоелизаветовки, Украина (Алексеев, 1915, табл. 10, фиг. 15). На экземпляре из Новоелизаветовки *D*/4 с метаконидом и двухбугорчатым талонидом, на экземплярах из Пикерми и о. Самос *D*/4 без метаконида. *D*/4 с о. Самос с крупным гипоконидом и слабым, гребневидным энтоконидом.

Молочные зубы *A. eximia* описаны также из туролия (MN 12) Китая, местонахождения 49, 109 (пров. Шаньси) и 54 (пров. Хенань) (Zdansky, 1924, Taf. 22 и 24, fig. 1—3). На всех трех описанных *D*/4 имеется метаконид.

Из туролийского местонахождения Бота-Мойнак в Южном Казахстане известна нижнечелюстная кость с молочными зубами, отнесенная к *Percrocuta* sp. (Тлеубердина, Байшашов, 1987, табл. 2, рис. а, б). Авторы описания указали, что по размерам постоянных зубов гиена из этого местонахождения укладывается в пределы вариации *P. eximia*, т. е. по принятой нами классификации должна относится к роду *Adcrocuta*. По размерам молочных зубов данный экземпляр несколько уступает экземплярам *A. eximia* из Молдовы и Украины, но по строению не выходит за пределы вариации этого вида. Метаконид на *D*/4 отсутствует.

ТРИБА CROCUTINI TRIB. NOV

Род **Pliocrocuta** Kretzoi, 1938

Pliocrocuta perrieri (Croizet et Jobert, 1828)

Описание. *dI*/3 довольно крупный, со слабо расширенной коронкой и острой вершиной. По задней стенке коронки идет вертикальный гребень от вершины до основания. Более слабый гребешок проходит по латеральному краю коронки, образуя у ее основания латеральный зубчик.

dC/1 массивный, широкий, без валика в основании коронки.

D/2 крупный, невысокий, главный бугорок развит хорошо, дополнительные — слабо. Коронка расширена в задней части, где имеется короткий поперечный гребень, образующий бугорок при встрече с продольным гребнем, спускающимся с главной вершины.

D/3 длинный, передний дополнительный бугорок крупный и высокий, хорошо отделен от остальных. За главным бугорком формируются еще 2 задних дополнительных бугорка. Коронка более широкая в переднем отделе.

На *D*/4 параконид относительно широкий и крупный, протоконид у́же и выше параконида, метаконид очень слабый или отсутствует. Задний гребень протоконида спускается ближе к лингвальной части коронки зуба и подходит к основанию энтоконида, но отделен от последнего глубокой поперечной долинкой. Гипоконид более низкий, чем энтоконид, расположен в центре талонида.

Замечания. Описанный материал происходит из местонахождения Перрье во Франции (средний виллафранк, MN 17). Из средневиллафранкских местонахождений Сен-Валье во Франции и Куруксай в Гаджикистане известны нижние молочные зубы *P. perrieri*, которые, судя по описанию и изображению (Viret, 1954, p. 19, Pl. 7, figs. 1, 4—6; Сотникова, 1989, с. 38, 39, табл. 5, фиг. 2), практически не отличаются от экземпляров из Перрье. На *D*/4 из Сен-Валье метаконид очень слабый, но различимый. Размеры (длина и ширина) молочных зубов *P. perrieri* из Сен-Валье (по Qiu, 1987): *D*2/ — 14.7—16.3 и 8.4—8.9 ($n=4$), *D*3/ — 22.7—24.0 и 10.6—13.4 ($n=3$), *D*/3 — 16.6, 16.7 и 7.6, 7.9 ($n=2$), *D*/4 — 19.0, 19.2 и 7.2, 7.2 ($n=2$).

Из Одесских катакомб, Украина (нижний виллафранк, MN 16) известны молочные зубы, отнесенные к *Pachycrocuta pyrenaica* (Deperet, 1890) (Сотникова, 1989, табл. 19). Три имеющихся экземпляра *D*/4 не отличаются по размерам от *D*/4 *P. perrieri* из Куруксая, но все они имеют метаконид. По Верделину и Солуниасу (Werdelin, Solounias, 1991) *P. pyrenaica* является младшим синонимом *P. perrieri*. *D*/2 *P. perrieri* из нижнего виллафранка Гюльязы, Турция (Schütt, 1971, Taf. 18, 19) по строению не отличается от описанного выше. Молочные зубы *P. perrieri* известны также из нижнего виллафранка Виллароя (Испания) и Этуар (Франция) (Qiu, 1987). Размеры зубов из Виллароя: длина *D*2/ 17.2, ширина 9.7, длина *D*3/ 22.9, ширина 12.3, длина *D*/3 16.6, ширина 7.0, длина *D*/4 19.6, ширина 7.2. Размеры зубов из Этуара: длина *D*/3 17.0, ширина 7.4, длина *D*/4 19.1, ширина 7.5.

Верхние молочные зубы плиокрокуты описаны по экземпляру, отнесенному к *Pliohyaena pyrenaica orientalis* Qiu, 1987 из русцинийского местонахождения Юше II (MN 14—15) в Китае (Qiu, 1987).

*D*2/ длинный и узкий. Имеются очень маленький передний внутренний бугорок и сильно выступающий вовнутрь задний бугорок. К последнему бугорку идет цингулюм от заднего края зуба. Длина *D*2/ 15.0, ширина — 8.9.

На D3/ хорошо развиты парастили A и B. Парастиль B заметно стерт, фасетка треугольной формы. От основания этого бугорка к вершине амфикона тянется отчетливая препротокриста. Протокон узкий, острый и глубокой щелью отделен от остальной части зуба. Длина D3/ 22.6, ширина 13.5.

На описываемом экземпляре передний добавочный бугорок D/3 хорошо отделен щелью от главной вершины. Задний добавочный бугорок расположен примерно на середине заднего склона главной вершины. Позади заднего добавочного бугорка в задне-лабиальном углу зуба имеется дополнительная фасетка стирания, связанная с фасеткой заднего добавочного бугорка. На ее месте находился, видимо, второй задний добавочный бугорок. D/4 характеризуется наличием метаконида и большим талонидом. Гипоконид очень маленький, соединен гребнем с тригонидом (cristid obliqua). Энтоконид самый высокий среди бугорков талонида, отделен глубокой щелью от метаконида. Размеры D/3 и D/4 — длина 16.1 и 19.7, ширина — 7.8 и 7.5.

На экземпляре с верхними молочными зубами из Сен-Валье (Viret, 1954, Pl. 7, figs. 7, 8) талон D3/ относительно очень короткий. D4/ маленький, прижат к задне-лингвальному углу D3/ и не виден с лабиальной стороны. Коронка треугольной формы, ее лингвальная часть сильно сдвинута вперед, так что протокон занимает более переднее положение, чем лабиальный бугорок (слитые паракон и метакон). Эктофлексус не развит.

Род **Pachycrocuta** Kretzoi, 1938

Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846)

Описание (рис. 4). D/2 сравнительно крупный, передняя добавочная вершина отсутствует, задняя хорошо развита, в виде притупленного бугорка. Позади задней добавочной вершины имеется цингулид. На экземпляре из Чжоукоудяня (Zdansky, 1928, Taf. 3, fig. 16, 17) D/2 развернут под углом примерно 45° к продольной оси челюсти.

D/3 крупный, с трехвершинной коронкой. Передняя добавочная вершина крупнее, но заметно ниже задней. Основание коронки сзади немного расширено, образуя «талонид», окруженный цингулидом.

D/4 обычного типа с несколько уменьшенным талонидом. Небольшой метаконид имеется на экземпляре из Нихэваня, на экземпляре из Верхнего Вальдарно полностью отсутствует. Талонид двухбугорчатый. Энтоконид крупный и высокий, с длинным энтокристидом, занимает большую часть площади талонида. Гипоконулид — маленький бугорок на заднем цингулиде.

Замечания. Данный материал происходит из нижнего виллафранка (MN 16) и среднего плейстоцена Китая и верхнего виллафранка (MNQ 18—19) Италии. В Чжоукоудяне совместно с описанной выше нижнечелюстной костью найдены также D2/ и D/4 *P. brevirostris* (Zdansky, 1928, Taf. 3, fig. 18—21). На D2/ передний добавочный бугорок почти отсутствует, D/4 с небольшим метаконидом. Длина D2/ 18.4, ширина 10.0 мм. Длина D/4 23.6, ширина 10.0 мм. Более полный материал из Чжоукоудяня (местонахождение 1) описан Пеем (Pei, 1934, fig. 28—30; Pl. 20, fig. 1—6). У этой гиены D2/ относительно такой же крупный, как у *Hyaena*, но передняя добавочная вершина полностью отсутствует (сходство с *Crocuta*). На D3/ парастиль A очень крупный, почти сравним по размерам с амфиконом, парастиль B и талон практически полностью отсутствуют, метастиль низкий и короткий (уникальные особенности). Все 6 изображенных D/4 имеют крупный энтоконид, по крайней мере, на 3 из них метаконид отсутствует.



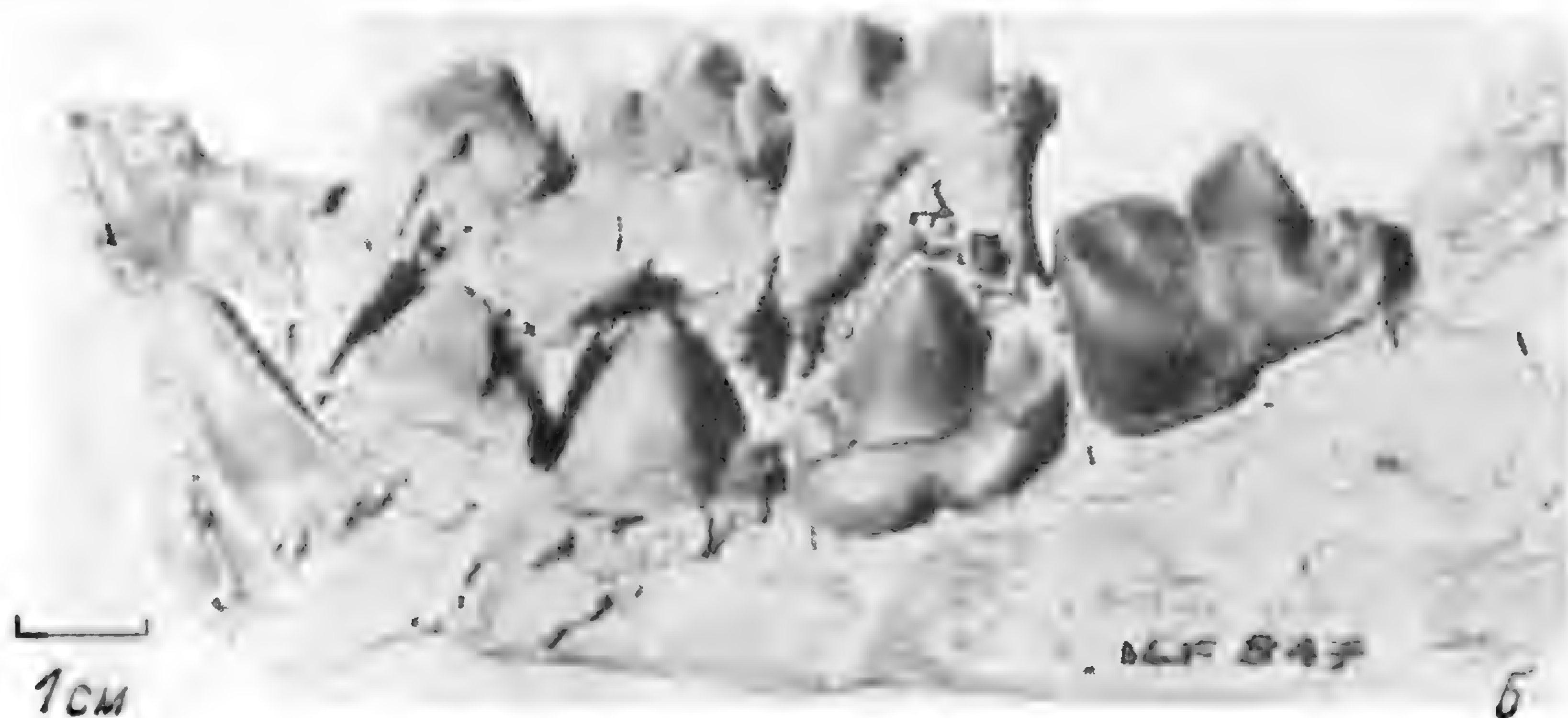




Рис. 4. Нижние молочные зубы *Pachycrocuta brevirostris:*
а — PMU № M2241, *D*/2, 3. Чжоукоудянь, Китай (снаружи); *б* — MGPF № 847, *D*/2 4 (изнутри) и *в* MGPF № 848, *D*/3, 4 (снаружи) Верхнее Вальдарно, Италия

Fig. 4. Lower deciduous teeth of *Pachycrocuta brevirostris:*
а — PMU № M2241, *D*/2, 3. Choukoutien, China (labial view); *б* — MGPF № 847, *D*/2 4 (lingual view) and *в* — MGPF № 848, *D*/3, 4 (labial view) Upper Valdarno, Italy

Изолированные молочные зубы (*D*2/2 и *D*/3) *P. brevirostris* известны из местонахождения 105 (плейстоцен?) в пров. Шаньси, Китай (Zdansky, 1925, Taf. 3, fig. 3—5; Taf. 4, fig. 1, 2).

Из низов среднего плейстоцена (кромер) Шалькеберга, Германия (Schutt, 1974), описан *D*2/, отнесенный к *P. brevirostris*. Передняя добавочная вершина на этом зубе отсутствует. Длина зуба 18.3, ширина 11.5. На изолированном *D*/4 из верхнего виллафранка (?) Странска Скала в Чехии (Kurtén, 1972, p. 117) метаконид отсутствует, талонид несет один острый бугорок (энтоконид), отделенный от протоконида глубокой бороздкой, и еще маленький зубчик, образованный задним цингулидом. По размерам этот зуб (длина 23.0, ширина 8.0, длина талонида 4.6) и изолированный *D*/3 (длина ок. 19.0, ширина 8.5) из того же местонахождения не выходят за пределы изменчивости молочных зубов *P. brevirostris* из Верхнего Вальдарно.

Род **Crocuta** Kaup. 1828

Crocuta crocuta (Erxleben, 1777) — Пятнистая гиена

Описание (рис. 5). Эмаль молочных зубов морщинистая. *dI*1—3/ 1—3 относительно крупные, с конусовидными коронками. Сзади в основании коронок имеется поясок, который лучше выражен на верхних резцах. *dI*3/ значительно крупнее других верхних резцов, клыкоподобный. *dI*/3 имеет небольшие добавочные бугорки в основании коронки с латеральной и медиальной сторон.

*dC*1/1 сравнительно небольшие, с изогнутыми коронками. В основании коронки *dC*/1 с лингвальной стороны имеется слабый поясок, заканчивающийся спереди небольшим бугорком.

*D*2/ относительно крупный зуб. Основная вершина в форме высокого конуса. Задний добавочный бугор хорошо развит, зубцевидный, отделен глубокой бороздкой от основной вершины. В основании коронки с лингвальной стороны имеется поясок, ограничивающий небольшой «талон» в задней части.

*D*3/ хищнический зуб обычного для гиен типа. Парастилярная область сильно развита. На месте парастиля *A* имеются 2 бугорка: высокий острый лабиальный и значительно более мелкий лингвальный. Между этими бугорками и основанием амфикона расположена широкая долинка, в которую при окклюзии (в ее начальной фазе) помещается основная вершина *D*/3. Парастиль *B* высокий и острый, его вершина направлена лингвально и вперед. Между парастилем *B* и основанием амфикона имеется довольно глубокая ямка, продолжающаяся бороздкой до вершины амфикона. До этой ямки по указанной бороздке движется во время окклюзии сильно развитый «гипоконид» *D*/3. Метастиль сравнительно короткий, достигает половины высоты амфикона.

Талон очень широкий и короткий. Протокон высокий, с режущим лабиальным краем, занимает всю внутреннюю часть талона. Пре- и постпротокриста едва заметны, доходят до основания амфикона.

Жевательная поверхность *D*4/ треугольной формы. Паракон очень низкий, но с большим по площади основанием. Метакон очень маленький. Парастилярная лопасть направлена прямо ла-

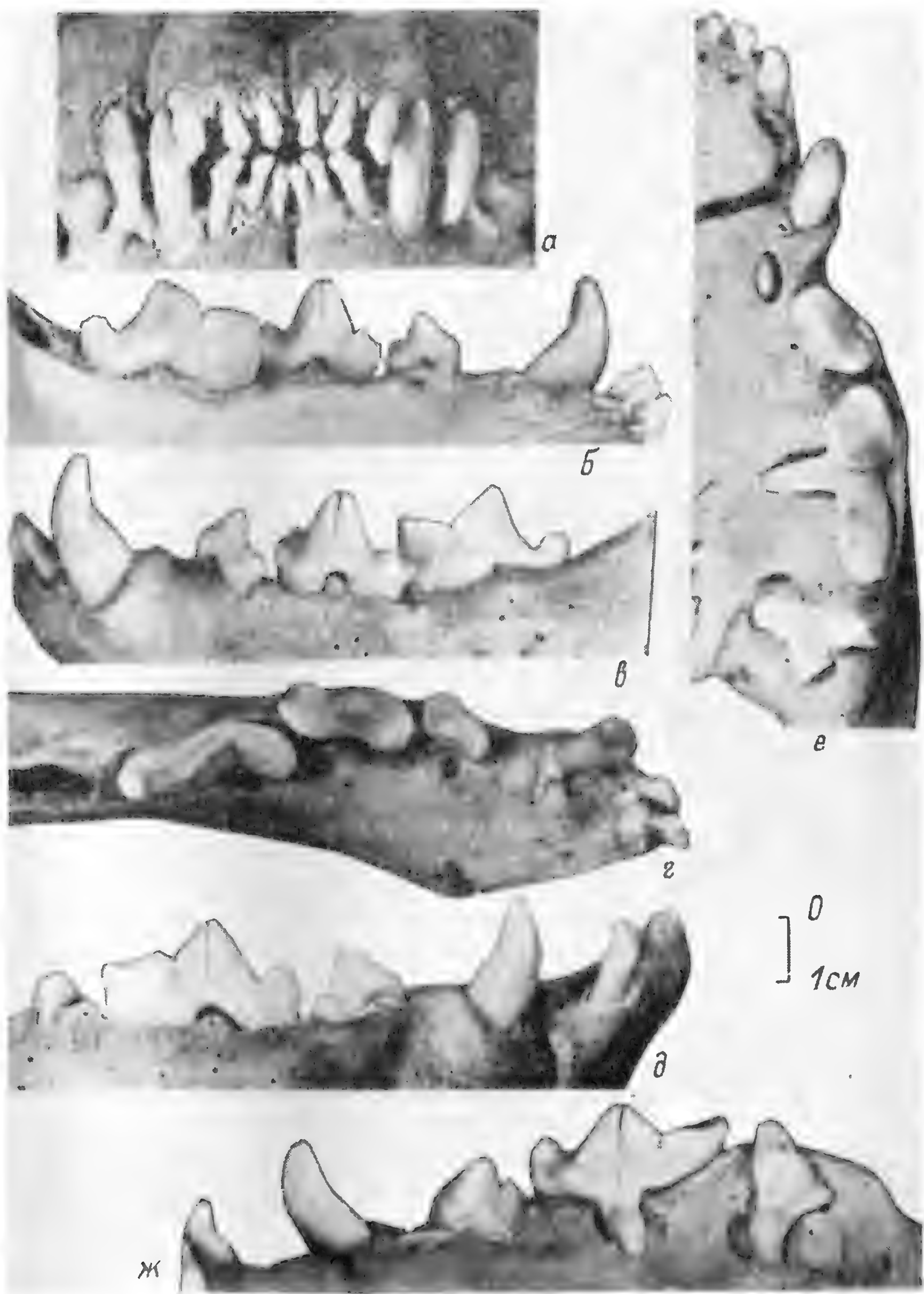


Рис. 5. Молочные зубы *Crocuta crocuta*, ЗИН № 1461:
а — спереди; *б*, *ж* — изнутри; *в*, *д* — снаружи; *г*, *е* — сверху

Fig. 5. Deciduous teeth of *Crocuta crocuta*, ZIN № 1461:
а — anterior; *б*, *ж* — lingual; *в*, *д* — lateral; *г*, *е* — occlusal views

биально, несет хорошо развитый гребень (препаракриста) Парастиль практически не выражен. Метастиль — маленький тупой бугорок. Эктоцингулюм слабый. Эктофлексус резкий, но неглубокий.

Талон отделен заметным перехва́том от лабиальной части зуба. Протокон высокий, с режущим лабиальным краем, занимает почти весь талон. Конулей нет От вершины паракона в бассейн талона спускается выпуклый гребень. Препротокриста идет вперед до переднего конца зуба, постпротокриста — назад до основания метастиля.

D/2 и *D*/3 развернуты под углами соответственно примерно 45° и 30° к продольной оси челюсти. *D*/2 сравнительно крупный зуб с большой конусовидной главной вершиной и отчетливыми передней и задней добавочными вершинами, имеющими форму небольших зубчиков. Основание коронки расширено в задней части, где имеется короткий поперечный цингулид, образующий маленький острый зубчик позади задней добавочной вершины. Отмеченное расширение задней части коронки *D*2/ контактирует в конечной фазе окклюзии с главной вершиной *D*3/

D/3 крупный зуб, заметно выше *D*/4. Коронка трехвершинная. Главная вершина в форме высокого острого конуса. Передняя добавочная вершина сравнительно крупная, зубцевидная, расположена в передне-лингвальном углу зуба. Спереди и снаружи в основании передней добавочной и главной вершин имеется отчетливый цингулид, несущий мелкие бугорки. Основание коронки расширено в задней части, образуя сравнительно крупный «талонид», превосходящий по размерам талонид *D*/4. Этот «талонид» окружен отчетливым цингулидом и несет 2 бугорка. Более крупный бугорок, «гипоконид», соответствует задней добавочной вершине на *D*/3 у других гиенид. Эта вершина имеет форму длинного лезвиевидного гребня и примерно в 2 раза ниже передней добавочной вершины. Другая вершина «талонида», небольшой гребневидный бугорок, расположена позади и лингвальнее «гипоконида». Описанный выше своеобразно устроенный «талонид» *D*/3, вместе с функционально соответствующими ему структурами на *D*3/, отличают пятнистую гиену от всех других изученных гиенид.

D/4 обычного для гиен строения, с относительно небольшим талонидом. Протоконид заметно выше параконида. Паракристид изогнут дугой, образуя полукруг (у других гиен протоконидная и параконидная части паракристида прямые) Паракристид заметно более острый, чем у полосатой гиены и других представителей Hyaenidae. Метаконид полностью отсутствует.

Талонид очень короткий, двубугорчатый. Энтоконид немного крупнее и выше гипоконида, оба бугорка соединены коротким поперечным цингулидом. Энтокристид короткий, едва заметен, cristid obliqua отчетливый, поднимается вверх и лингвально на заднюю стенку тригонида, где соединяется с задним продольным

гребнем протоконида (протокристидом). При окклюзии талонид *D*/4 не соприкасается с *D*4/

Сравнение. Молочные зубы пещерной гиены, *Crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) были неоднократно подробно исследованы и изображены (Dawkins, 1865; Reynolds, 1902; Ehrenberg, 1938; Kurtén, 1956; Terzea, 1964; Барышников, 1992). По морфологии они похожи на зубы современной *C. crocuta*, но несколько крупнее их по средним значениям длины, особенно хищнических зубов (рис. 6).

У среднеплейстоценового подвида *C. spelaea intermedia* (de Serres, 1828) из грота Лунель—Вьель во Франции *D*/4 с маленьким метаконидом и двумя бугорками на талониде (см. Bonifay, 1971) У номинативного подвида из позднего плейстоцена Европы метаконид и талонидные бугорки на *D*/4, как правило, отсутствуют. Относительная длина *D*4/ и *D*/3 у *C. spelaea intermedia* немного больше, чем у *C. spelaea spelaea*. В тоже время хищнические зубы *D*3/ и *D*/4 его короче (сходство с *C. crocuta*).

Таким образом, молочные зубы *C. spelaea* показывают более режущий характер, по сравнению с *C. crocuta*. При этом в эволюции пещерных гиен наблюдается усиление их режущей специализации.

Промеры. *C. spelaea intermedia*, грот Лунель—Вьель (по Bonifay, 1971): *D*2/, длина 9.9—10.4—11.2 (n=6); *D*3/, длина 19.5—20.6—22.4 (n=11); *D*4/, длина 9.8—10.6—11.2 (n=3); *D*/2, длина 8.8—9.4—10.2 (n=8); *D*/3, длина 12.5—13.4—14.0 (n=14); *D*/4, длина 16.5—18.1—20.0 (n=10). *C. spelaea spelaea*, грот Жерд, Франция (по Clot, 1980): *D*2/, длина 9.9—11.2—11.8 (n=4), ширина 5.7—6.7—7.1 (n=4); *D*3/, длина 21.7—21.95—22.3 (n=4), ширина 12.6—12.9—13.2 (n=3); *D*4/, длина 8.0—9.5—10.7 (n=7), ширина 10.0—10.5—11.5 (n=7); *D*/2, длина 9.2, 9.4 (n=2), ширина 5.2—5.55—5.8 (n=4); *D*/3, длина 12.5—13.1—13.8 (n=7), ширина 6.2—6.8—7.3 (n=7); *D*/4, длина 16.3—19.1—20.8 (n=5), ширина 4.3—6.6—7.7 (n=5)

Нижние молочные коренные зубы *C. ultima* (Matsumoto, 1915) из среднего плейстоцена Китая (пров. Сычуань) не отличаются по размерам и строению от зубов *C. spelaea* (см. Colbert, Hooijer, 1953, pl. 15, 7). Длина (по Kurtén, 1956): *D*/2 10.2, *D*/3 14.1, *D*/4 20.0 (n=1).

Замечания. Щенки пятнистой гиены уже рождаются с прорезавшимися молочными резцами и клыками (Гржимек, 1973; Werdelin, Solounias, 1991), либо *dC*1/1 и *dI*1 3/1 -3 прорезываются в возрасте 4 дней (Jaarsveld et al., 1987). Постоянные резцы прорезаются в 7 месяцев, постоянные клыки прорезаются в 12 месяцев и полностью сменяют молочные клыки в 15 месяцев (Jaarsveld et al., 1987)

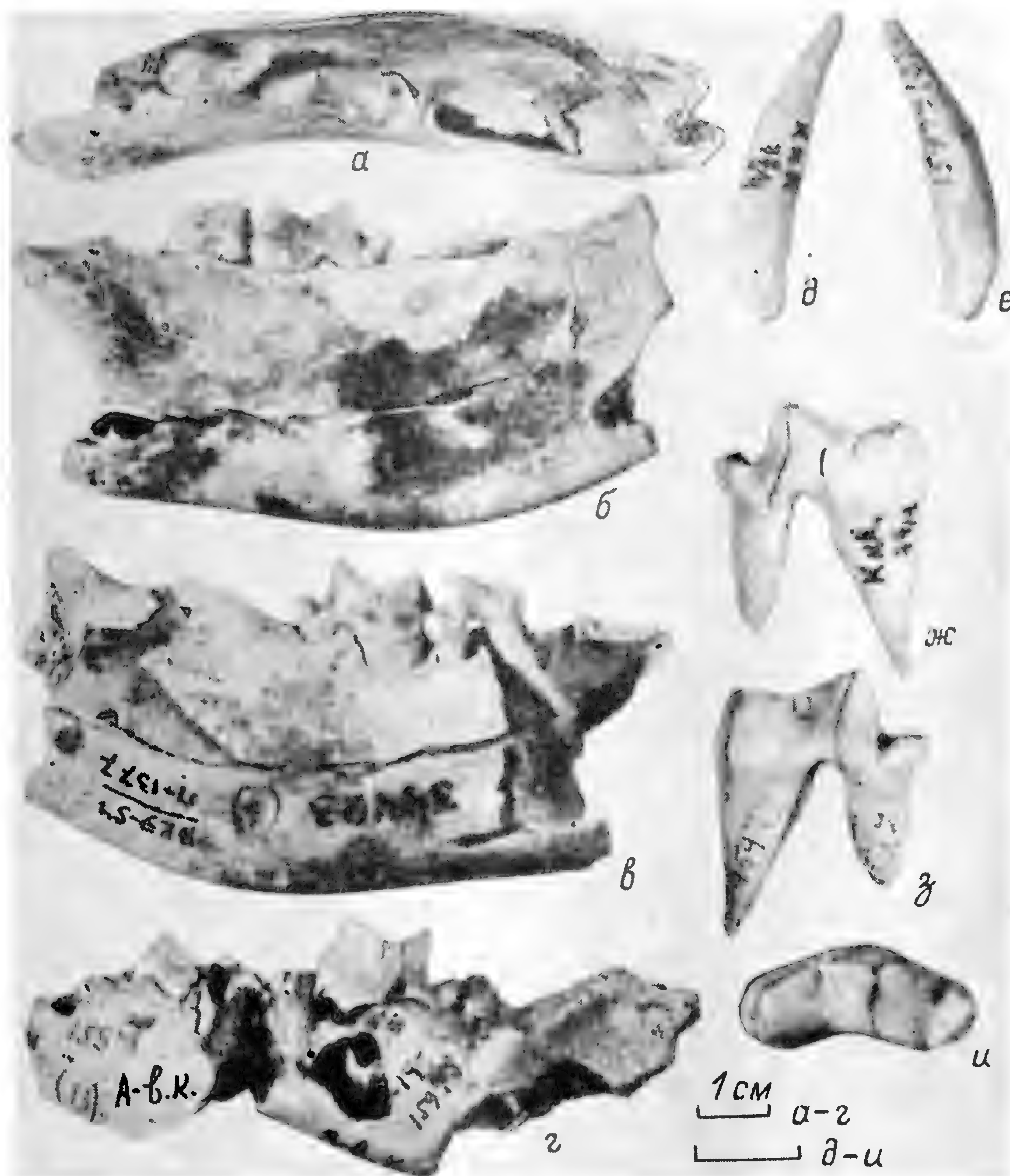


Рис. 6. Нижние молочные зубы *Crocuta spelaea*:

а—в — ЗИН № 34403, *D*/3, 4, пещера Бухтарма, Казахстан (сверху, изнутри и снаружи); *г* — ЗИН № 15978, *D*/2,4, Аювул-Коба, Крым (снаружи); *д*, *е* — ЗИН № 15979/3, *dC*1/, Киик-Коба, Крым (снаружи и изнутри); *ж—и* — ЗИН № 15979/2, *D*/4, Киик-Коба, Крым (снаружи, изнутри и сверху)

Fig. 6. Lower deciduous teeth of *Crocuta spelaea*:

а—в — ZIN № 34403, *D*/3, 4, Bukhtarma cave, Kazakhstan (occlusal, lingual and labial views), *г* — ZIN № 15978, *D*/2, 4, Ayuvul-Koba, Crimea (labial view); *д*, *е* — ZIN № 15979/3, *dC*1/, Kiik-Koba, Crimea (labial and lingual views); *ж—и* — ZIN № 15979/2, *D*/4, Kiik-Koba, Crimea (labial, lingual and occlusal views)

ОБСУЖДЕНИЕ

Для гиеновых, как и для большинства других семейств хищных (Canidae, Ursidae, Herpestidae и Felidae), характерны консерватизм и отсутствие значительных вариаций у разных видов. Зубная формула (*dI*1—3/1—3 *dC*1/1 *D*2—4/2—4) едина для всех Hyaenidae и Protelidae, в том числе и для *Proteles*, у которого молочные коренные редуцированы. В строении молочных зубов у гиеновых преобладают примитивные признаки, характерные также для Canidae и Viverridae: молочные резцы крупные, *dI*1, 2/1—3 с лопаткообразными коронками, *dI*3/ клыкоподобный, *dC*1/1 сравнительно крупные, простого строения, *D*2/2,3 крупные, с хорошо развитыми добавочными вершинами, *D*3/4 большие, с режущими гребнями, *D*3/ с крупным парастилем *B*, *D*4/ сравнительно небольшой, треугольной формы.

По сравнению с Canidae и Viverridae, у Hyaenidae заметно преобразовано только строение *D*/4: талонид значительно уменьшен, у продвинутых форм 1—2-бугорчатый, метаконид резко уменьшен, либо отсутствует. У Protelidae (перкрокутидные «гиены» и *Proteles*) талонид *D*/4 также сильно редуцирован, но метаконид отчетливый и сдвинут назад таким образом, что он хорошо виден с лабиальной стороны. Подобное строение *D*/4 характерно для олигоценовых фелид Proailurinae, от которых, скорее всего, и происходят Protelidae (Chen, Schmidt—Kittler, 1982). У всех перкрокутидных гиен сдвинутый назад метаконид и острый протокристид с глубокой бороздкой между протоконидом и метаконидом образуют дополнительную режущую структуру на *D*/4, аналогичную главной режущей структуре *D*/4 и *M*/1, состоящей из острого паракристида с глубокой бороздкой между параконидом и протоконидом. Этой особенностью перкрокутидные гиены резко отличаются от настоящих гиен (семейство Hyaenidae) и сближаются с Felidae.

Хотя у современного *Proteles* молочные коренные сильно редуцированы, его *D*/4 в полной мере сохраняет отмеченные особенности строения, характерные для перкрокутидных «гиен». Молочные резцы у *Proteles* относительно крупные, нередуцированы, обычно заметно стираются, что свидетельствует о том, что они используются в питании молодых животных.

У иктитериев, относимых большинством авторов к Hyaenidae (см. Werdelin, Solounias, 1991), морфология молочных зубов типична для Viverridae и примитивных Herpestidae. В строении *D*/4 отсутствуют признаки, синапоморфные для всех Hyaenidae: метаконид не уменьшен, талонид крупный, трехбугорчатый, с хорошо развитым бассейном, по ширине равен или превышает тригонид. Молочные зубы (*D*/3,4) известны у следующих иктитериев: *Protictitherium intermedium* Schmidt—Kittler, 1976 из астарация Турции, MN 6—7 (Schmidt—Kittler, 1976, Abb. 62) и *Ictitherium viverrinum* Roth et Wagner, 1854 из позднего валлезия

Молдовы (Чобурчи, MN 11), экземпляр ГГМВ № 657 (Pavlov, 1915, Pl. 7, fig. 20), кроме того, известны *D*3,4/ и изолированный *D*/3 из верхнего миоцена Марокко, отнесенные к *Ictitherium* cf. *arambourgi* Ozansoy, 1965 (Ginsburg, 1977, Pl. 3, figs. 3, 7) На экземплярах из Молдовы и Марокко *D*/3 имеет две задние добавочные вершины, передняя из которых намного более высокая и приближена к основной вершине (симплезиоморфное сходство с Canidae, Viverridae и Herpestidae) У настоящих гиен эта вершина гораздо более низкая и отодвинута далеко назад от основной вершины, располагаясь в ее основании. Отсутствие общих продвинутых особенностей в молочной зубной системе не позволяет рассматривать иктитериев в составе семейства Hyaenidae. С этим выводом согласуются данные о строении барабанных камер у иктитериев. Оно как бы промежуточно между Viverridae, Herpestidae и Hyaenidae: у виверровых и мангустовых энтотимпанальная камера заметно крупнее тимпанальной, для гиеновых характерно обратное соотношение, у иктитериев энтотимпанальная камера заметно уменьшена, но еще сопоставима по размерам с тимпанальной (Семенов, 1989)

Пропорции молочных зубов у *Crocuta* и *Hyaena* различаются в значительно большей степени, чем пропорции постоянных зубов (Kurtén, 1956, fig. 7) По мнению Куртена, это обстоятельство свидетельствует о значительной древности дивергенции и параллельной эволюции этих форм, так как молочные зубы, вследствие консерватизма их строения, дают более надежную информацию о родственных связях, чем постоянные зубы. У *Crocuta*, по сравнению с *Hyaena, Parahyaena, Pliocrocuta* и *Pachycrocuta*, *D*2/2 очень сильно редуцированы, *D*/3 также уменьшен, а *D*/4 примерно таких же размеров (Kurtén, 1956, fig. 7). Эти данные подтверждают существование двух основных линий развития гиеновых — крокутоидной и гиеноидной, поэтому у ранних авторов все формы, кроме принадлежащих к группе перкрокутидных гиен (*Percrocuta*), куда включалась и *Adcrocuta* (Kurtén, 1957), относились либо к *Crocuta*, либо к *Hyaena*. Ревизии гиеновых последнего времени (Kretzoi, 1938; Schmidt—Kittler, 1976; Howell, Petter, 1980, 1985; Семенов, 1989; Werdelin, Solounias, 1991) показали значительно большее их разнообразие. В системе Верделина и Солуниаса признаются 16 валидных родов в семействе (без учета иктитериев)

Проведенный нами анализ главных компонент промеров *D*/4 у современных и ископаемых гиен (табл. 4; рис. 7) показал, что виды, относимые к разным родам в современных системах, хорошо различаются по пропорциям *D*/4. В факторном пространстве *F*1× *F*2 (см. рис. 7) наибольшими размерами *D*/4 (*F*1) характеризуется *Pachycrocuta*. Этот род, а также *Pliocrocuta* и *Crocuta* (особенно, *C. spelaea*) отличаются наименьшей длиной талонида *D*/4 (*F*2) Заметное отличие выборок *D*/4 *C. crocuta* и *C. spelaea* по значениям *F*2 подтверждают валидность последнего вида. Длина тало-

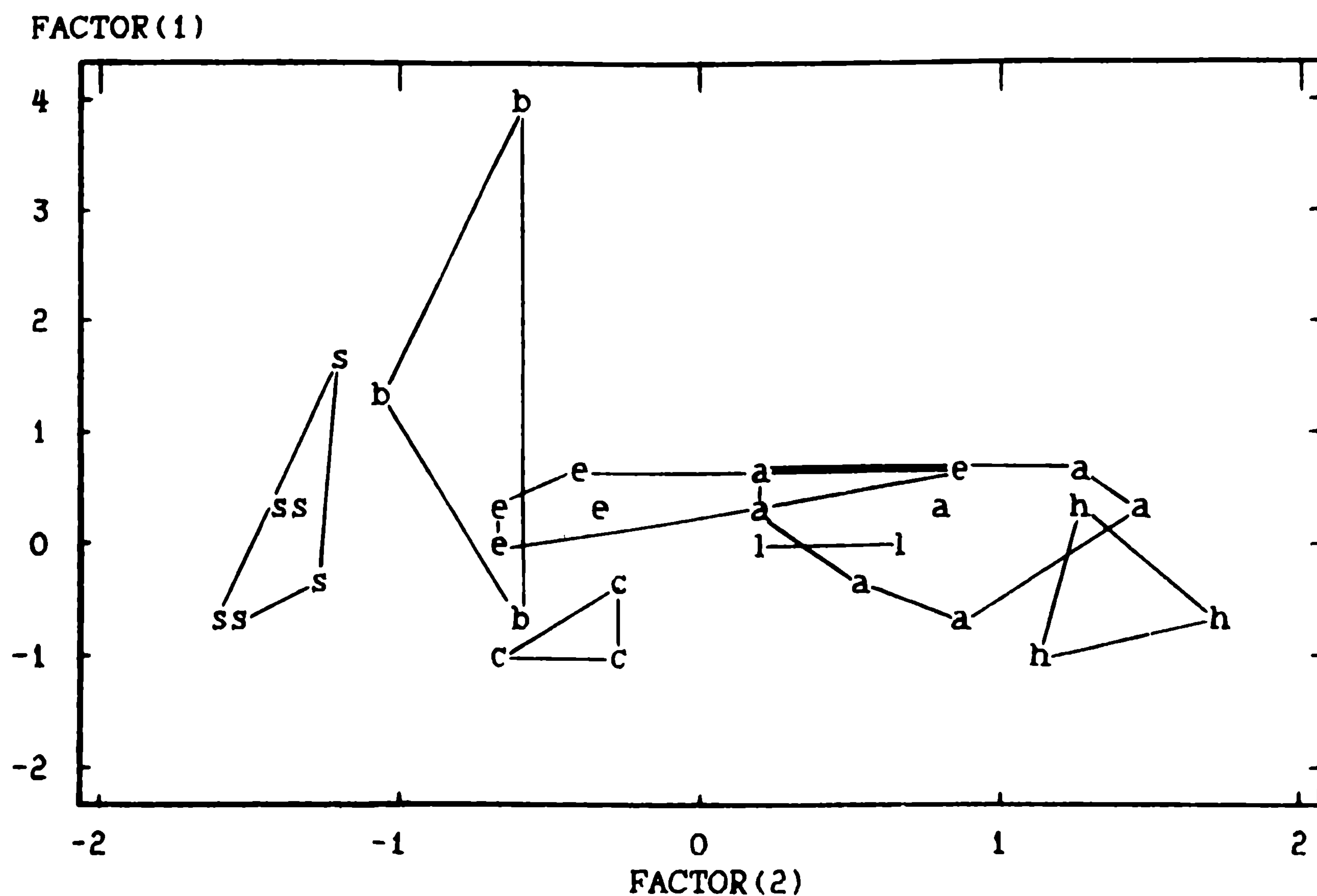
Таблица 4. **Матрица факторных нагрузок первых трех факторов анализа главных компонент промеров *D*/4 у Hyaenidae**

Table 4. **Correlations of characters with the first three principal components of *D*/4 measurements in Hyaenidae**

Промеры *D*/4	*F*1	*F*2	*F*3
Длина	0.884	—0.319	—0.164
Длина талонида	0.397	0.856	0.076
Ширина тригонида	0.698	—0.544	0.386
Ширина талонида	0.793	0.357	0.323
Высота	0.848	0.046	—0.485
Дисперсия, %	55.485	25.215	10.424

нида *D*/4 максимальна у *Hyaena*. Роды *Adcrocuta* и *Chasmaporthetes* по длине талонида занимают промежуточное положение между родами *Crocuta* и *Hyaena*. Полосатая гиена характеризуется также максимальными значениями ширины тригонида *D*/4 (*F*3, см. рис. 7) Минимальная ширина наблюдается у *Adcrocuta*, *Chasmaporthetes* и *Crocuta*. Роды *Pachycrocuta* и *Pliocrocuta* занимают промежуточное положение по этому признаку. Таким образом, *D*/4 у *Hyaena*, имеющий максимальные значения ширины тригонида и длины талонида, наиболее примитивен в изученной выборке и в наибольшей степени сохраняет адаптацию к дроблению пищи (плезиоморфное состояние). Наиболее преобразованы в направлении усиления режущей функции *D*/4 («утоньшение» тригонида, укорочение талонида) у *Crocuta*, *Chasmaporthetes* и *Adcrocuta*. Среди последних родов специализация *D*/4 происходила несколько различающимися способами. У *Adcrocuta* и *Chasmaporthetes* значительно преобразован тригонид, образующий тонкое режущее лезвие, тогда как талонид сравнительно крупный. У *Crocuta* тригонид (в основании) менее узкий, а талонид максимально редуцирован. В сходном с *Crocuta* направлении преобразовывались *D*/4 и у *Pliocrocuta* и *Pachycrocuta*, что, очевидно, свидетельствует о значительном родстве этих форм, подтверждаемом также и другими данными (Werdelin, Solounias, 1991). У гиен рода *Pachycrocuta* в наибольшей степени в молочной зубной системе выражена дуалистичность адаптации, отмеченная ранее для постоянных зубов крокут (Ewer, 1954; Werdelin, Solounias, 1991) У последних постоянные премоляры (кроме *P*4/) максимально приспособлены для дробления костей, а *P*4/ — для резания мяса (у *Hyaena P*4/ в большей степени приспособлен для дробления). У пахикрокут *D*2/ очень крупный и мощный, без переднего добавочного бугра, напоминает постоянный *P*3/ и явно приспособлен для дробления костей, тогда как на других молочных коренных все дробящие структуры (парастиль *B* и протокон на *D*3/, метаконид на *D*/4) очень сильно редуцированы, практически отсутствуют. Пахикрокут можно рассматривать как гиен с наиболее специализированной молочной зубной системой.

Если считать, что у *Hyaena* соотношение длины талонида



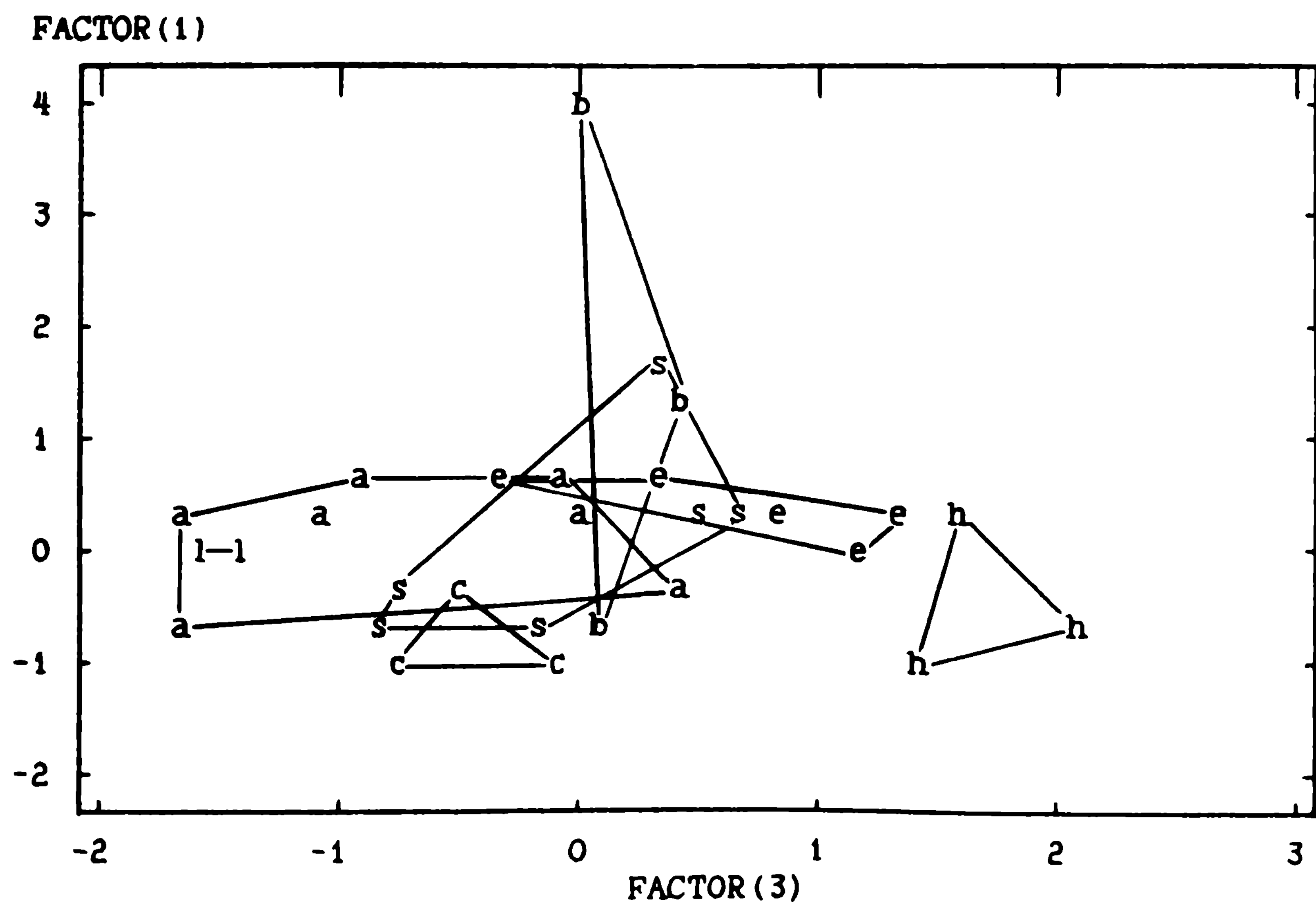


Рис. 7. Анализ главных компонент по 5 промерам $D/4$ у различных Hyaenidae:
a — Adcrocuta eximia, b — Pachycrocuta brevirostris, c — Crocuta crocuta, e — Pliocrocuta perrieri, h — Hyaena hyaena, l — Chasmaporthetes lunensis, s — Crocuta spelaea

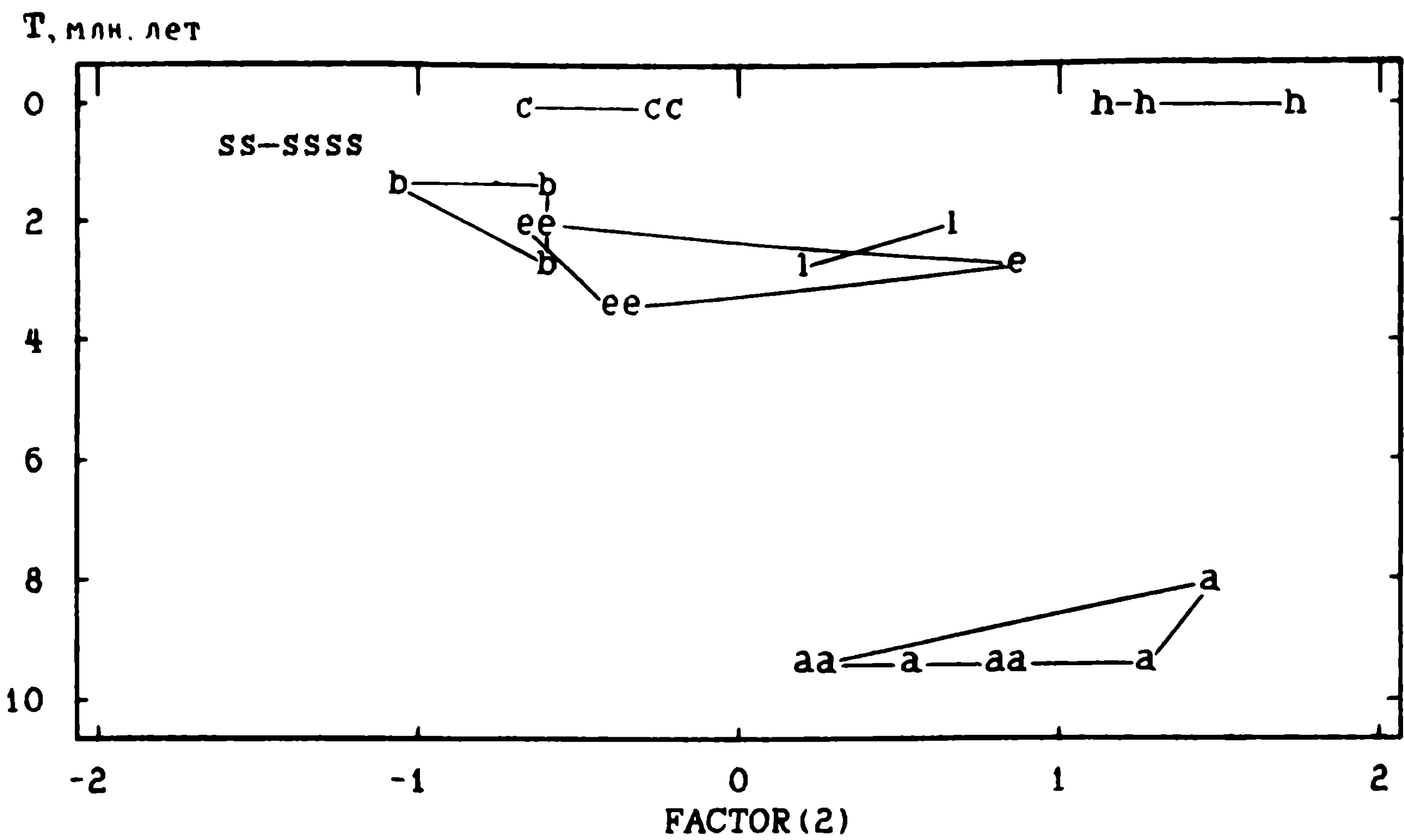
Fig. 7. Principal component analysis based on 5 measurements of $D/4$ in some Hyaenidae:
a — Adcrocuta eximia, b — Pachycrocuta brevirostris, c — Crocuta crocuta, e — Pliocrocuta perrieri h — Hyaena hyaena, l — Chasmaporthetes lunensis, s — Crocuta spelaea

и длины тригонида *D*/4 примерно соответствует предковому для Hyaenidae состоянию, то с момента возникновения семейства до позднего валлезия—туролия (*Adcrocuta*) и далее до позднего русциния — раннего виллафранка (*Chasmaporthetes, Pliocrocuta*) относительная длина талонида *D*/4 уменьшалась очень незначительно и резко уменьшилась за последние 2—3 млн лет (*Pliocrocuta*, *Pachycrocuta* и *Crocuta*, рис. 8). Анализ изменения значений третьего фактора (связан с шириной тригонида *D*/4) во времени позволяет выявить (см. рис. 8) 4 различные ветви Hyaenidae: 1) линия, ведущая к современным *Hyaena*, *D*/4 сохраняет плезиоморфное строение, ширина тригонида максимальная в изученной выборке, 2) валезийские-туролийские *Adcrocuta*, ширина тригонида *D*/4 достигает минимальных значений, 3) виллафранкские *Chasmaporthetes*, ширина тригонида *D*/4 минимальная и 4) виллафранкские-современные *Pliocrocuta—Pachycrocuta—Crocuta*.

Линия *Chasmaporthetes* не может происходить от поздних *Adcrocuta*, так как последние характеризуются меньшей относительной длиной талонида. *Chasmaporthetes* могут происходить либо от ранних *Adcrocuta*, либо, что более вероятно, от примитивных генерализованных гиенид, принадлежащих к линии *Hyaena*. Последний вывод согласуется с результатами кладистического анализа Hyaenidae (Werdelin, Solounias, 1991; Werdelin et al., 1994), по которым для *Chasmaporthetes* сестринской группой является туролийский *Hyaenictis*, характеризующийся слабо преобразованным *D*/4 (см. видовой очерк). Близкие родственные связи *Pliocrocuta* и *Pachycrocuta* с *Crocuta* (линия 4) также подтверждаются кладистическим анализом Верделина и Солуниаса, но у последних авторов ближайшей сестринской группой для современных *Crocuta* (после вилафранкских *Pliocrocuta* и *Pachycrocuta*) являются позднемиоценовые *Adcrocuta* (Werdelin, Solounias, 1990, fig. 4, 1991, fig. 38), что явно противоречит здравому смыслу: ответвление миоценовых *Adcrocuta* никак не могло произойти после кладогенеза группы *Pliocrocuta—Pachycrocuta* и *Crocuta*, поскольку последнее событие не может датироваться древнее позднего русциния. Верделин и Солуниас в подтверждение своей гипотезы ссылаются на иммунологические данные, согласно которым разделение *Hyaena* и *Crocuta* произошло 10 млн. лет назад (Collier, O'Brien, 1985). В данном случае, видимо, имеет место случайное совпадение двух не абсолютных надежных методов, которое противоречит всей известной палеонтологической истории гиеновых. Против родства современных и виллафранкских гиен с *Adcrocuta* свидетельствует также более примитивное строение посткраниального скелета у *A. eximia:* конечности более стройные, задние конечности относительно более длинные, приспособлены к прыжкам (Орлов, 1939; 1941).

Очевидно, что использованные в кладистическом анализе синапоморфии *Adcrocuta* и *Crocuta* являются ложными и объясняются гомоплазией, параллельным преобразованием двух нерод-

FACTOR(1)



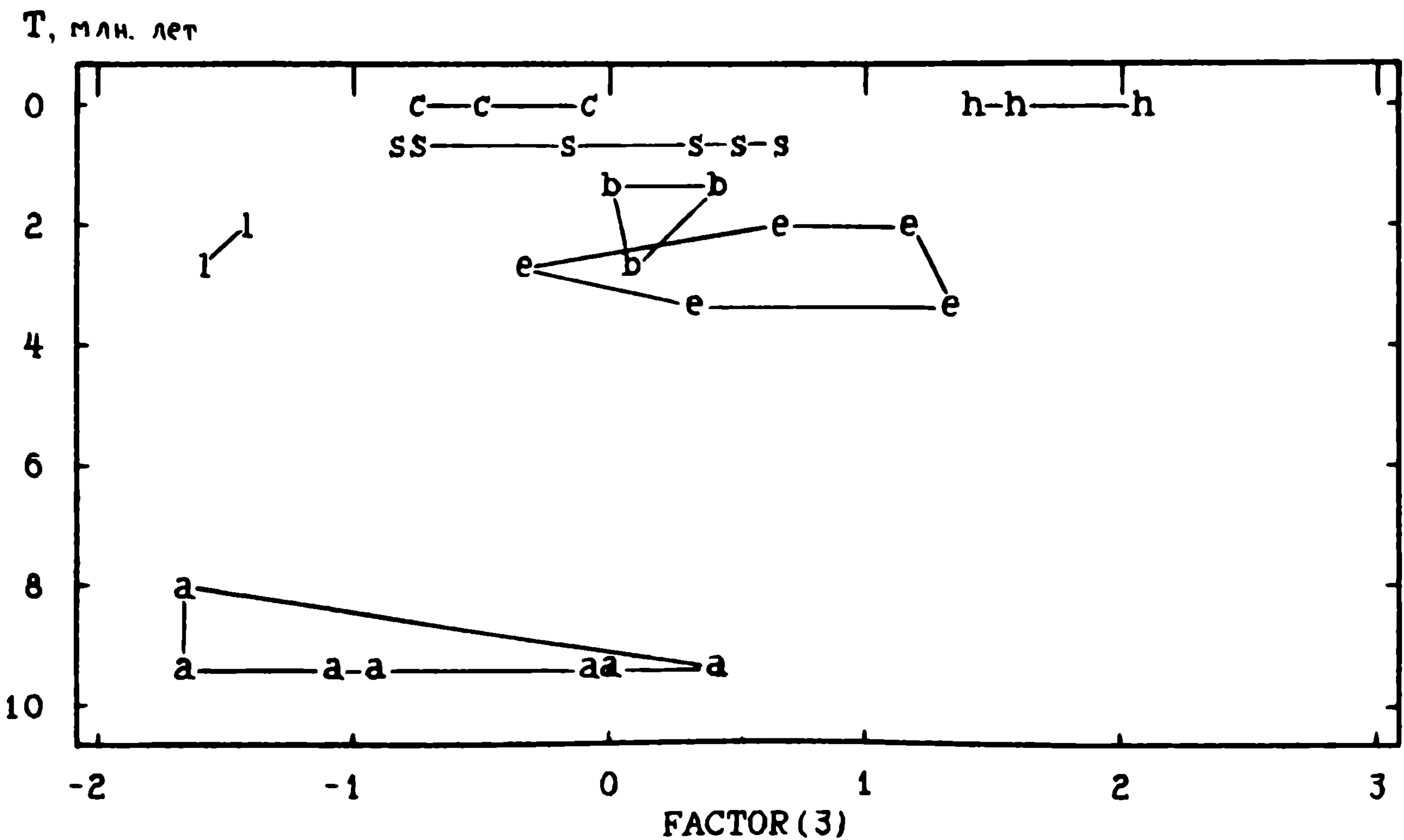


Рис. 8. Распределение $D/4$ некоторых Hyaenidae в пространствах «фактор 2» и «фактор 3» × «геологическое время». Значения факторов 2 и 3 из анализа главных компонент (рис. 7)

Обозначения как на рис. 7

Fig. 8. The relationship of factors 2 and 3 from the principal component analy. (fig. 7) for $D/4$ of some Hyaenidae to the geological time (T)

Letters as in fig. 7

ственных ветвей гиеновых в одном направлении в разное время. Этот вывод подтверждается и строением *D/4 Adcrocuta*: по сравнительно большой длине талонида и значительно меньшей ширине тригонида *Adcrocuta* никак не укладывается в последовательный ряд *Pliocrocuta—Pachycrocuta—Crocuta* (см. рис. 7).

Разные филогенетические линии Hyaenidae маркируются, возможно, также и динамикой изменения частот морфотипов *D/4* (метаконид имеется или отсутствует, рис. 9). У *Adcrocuta* доля *D/4* с метаконидом уменьшается с 71.4% (поздний валлезий, MN 11) до 25% (туролий, MN 12) Аналогичный процесс наблюдается и у *Pliocrocuta*: 100% *D/4* с метаконидом в позднем русцинии (MN 15), 80% в раннем виллафранке (MN 16) и 20% в среднем виллафранке (MN 17); и у *Pachycrocuta*: 100% в раннем и 14.3% в позднем виллафранке (MNQ 18—19). Описанный выше процесс повторился третий раз в геологической летописи у представителей рода *Crocuta:* 40% *D/4* с метаконидом у среднеплейстоценового *C. spelaea intermedia*, и большинство *D/4* без метаконида у позднеплейстоценового *C. spelaea* и современного *C. crocuta*.

Приведенные выше данные могут свидетельствовать о том, что *Pliocrocuta* и *Pachycrocuta* не произошли от *Adcrocuta*, а *Crocuta* не происходит непосредственно ни от одного из первых двух родов. Скорее всего, *Adcrocuta, Chasmaporthetes, Pliocrocuta—Pachycrocuta* и *Crocuta* представляют собой 4 независимые филогенетические линии, происходящие от генерализованных Hyaenidae и специализировавшиеся в направлении усиления режущей функции зубов, в частности *D/4*. Среди этих 4 линий наиболее близки между собой *Pliocrocuta—Pachycrocuta* и *Crocuta* (сестринские группы). Однако, с другой стороны, нельзя исключать явление деспециализации при выяснении филогенетических связей гиеновых. Например, появление значительного количества (47.6%, *n*=42, по Сотникова, 1989) морфтипов *M/1* с метаконидом у *Pliocrocuta perrieri* из раннего виллафранка Одессы может объясняться деспециализацией и увеличением размаха изменчивости, связанными, вероятно, с уменьшением давления отбора в этой популяции.

Возможно, что в эволюции Hyaenidae наблюдается определенная цикличность: фазы специализации сменялись фазами деспециализации, во время которых наблюдалось обратное развитие некоторых признаков, например, появление метаконида на *D/4* и *M/1* в группах, предки которых утратили этот бугорок. Фазы деспециализации, очевидно, связаны с эпохами, благоприятными для гиеновых, в частности по климатическим условиям. В эти эпохи давление отбора должно было уменьшаться. Фазы специализации наступали в эпохи ухудшения климатической обстановки и связанным с этим резким увеличением пресса отбора. Так, развитие высокоспециализированных *Adcrocuta* (первая фаза специализации Hyaenidae) можно связывать с

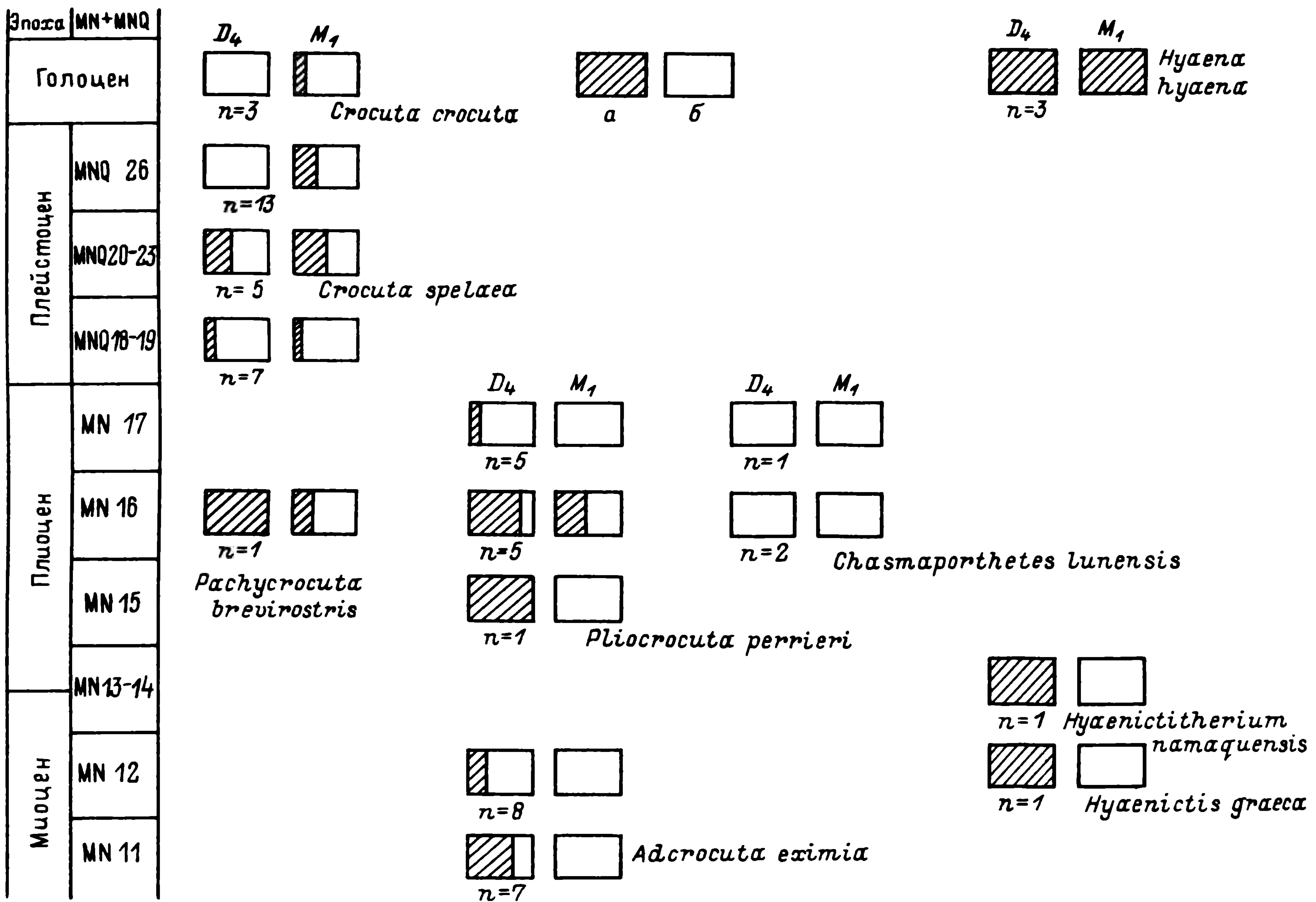


Рис. 9. Распределение морфотипов $D/4$ и $M/1$ в выборках современных и ископаемых Hyaenidae:
а — метаконид имеется, *б* — метаконид отсутствует

Fig. 9. Distribution of $D/4$ and $M/1$ morphotypes in samples of recent and fossil Hyaenidae:
a — metaconid is present, *б* — metaconid is absent

поздневаллезийским резким похолоданием климата (гиперклиматом 17 по Зубакову, 1990), появление *Pliocrocuta*, *Pachycrocuta* и *Crocuta* (вторая фаза специализации) — с еще более значительным похолоданием в позднем русцинии — раннем виллафранке (гиперклиматом 13), а появление *Crocuta spelaea* (третья фаза специализации) коррелируется с эпохой максимального оледенения в среднем плейстоцене. В периоды ухудшения климатической обстановки генерализованные Hyaenidae сохранялись в тропических и субтропических регионах, что хорошо видно на примере *Hyaena hyaena*, наиболее примитивной среди плиоцен-современных гиен и приуроченной только к области жаркого климата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования молочных зубов Hyaenidae и Protelidae подтверждают: 1) принадлежность иктитериев к группе Viverridae—Herpestidae, а не к Hyaenidae, 2) выделение перкрокутидных «гиен» в особое семейство и 3) филогенетическую гетерогенность Hyaenidae, в частности валидность родов *Adcrocuta, Chasmaporthetes, Pliocrocuta* и, в меньшей степени, *Pachycrocuta*. Наши данные свидетельствуют об отсутствии близких родственных связей между родом *Adcrocuta* и группой родов *Pliocrocuta—Pachycrocuta—Crocuta*. Кроме того, впервые установлено, что современный земляной волк, *Proteles cristatus*, образует с перкрокутидными «гиенами» единое семейство (Protelidae).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И. Я. Павлинову (ЗММУ), В. И. Жегалло (ГГМВ), Dr. J. Englund и A. Stanczak (NRM), Dr. S. Stuenes (PMU), Dr. M. Zeder (NMNH), Dr. A. Nadachowski (ISEZ), Dr. L. Rook (MGPF), Dr. V. Eisenmann (MNHN) за помощь в работе с коллекциями, Н. А. Орлову (ЗИН) — за фотографирование зубов современных и вымерших гиен, Dr. A. Forsten (Helsinki) — за помощь в получении ксерокопий публикаций по палеонтологии гиен.

Работа выполнена в рамках ГНТП «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. К. Фауна позвоночных дер. Ново-Елизаветовки.— Одесса, 1915. 451 с.

Алиев Ф. Ф. Гиена // Крупные хищники.— М., 1976. С. 127—153.

Барышников Г Ф. Позвоночные Баракаевской мустьерской стоянки на Северном Кавказе // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1992 (1991). Т 238. С. 139—166.

Барышников Г. Ф., Аверьянов А. О. Молочные зубы хищных млекопитающих отряд (Carnivora). Часть I. Семейство Mustelidae // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т 212. С. 73—119.

Барышников Г. Ф., Аверьянов А. О. Молочные зубы хищных млекопитающих отряд (Carnivora). Часть II. Семейство Ursidae // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1992 (1991). Т 238. С. 68—99.

Барышников Г. Ф., Аверьянов А. О. Молочные зубы хищных млекопитающих отряд (Carnivora) Часть III. Семейство Procyonidae // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1993а (1992). Т. 246. С. 103—128.
Барышников Г. Ф., Аверьянов А. О. Молочные зубы хищных млекопитающих (отряд Carnivora). Часть IV Семейства Amphicyonidae и Canidae // Труды Зоол. ин-та РАН, 1993б. Т 249. С. 158—197
Брэм А. Э. Жизнь животных. 2-е изд. Т. 2.— СПб., 1895. 730 с.
Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза. Т 2. Ч. 2. Хищные (гиены и кошки).— М., 1972. 552 с.
Гржимек Б. Среди животных Африки.— М., 1973. 334 с.
Зубаков В. А. Глобальные климатические события неогена.— Л., 1990. 223 с.
Лунгу А. Н. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (хищные млекопитающие).— Кишинев, 1978. 134 с.
Орлов Ю. А. Некоторые данные о строении конечностей Crocuta eximia Roth et Wagner (к филогении гиен) // Доклады АН СССР, 1939. Т 22. № 8. С. 538—540.
Орлов Ю. А. Третичные хищники Западной Сибири. IV Гиены // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1941. Т 8. Вып. 3. С. 40—59.
Семенов Ю. А. Иктитерии и морфологически сходные гиены неогена СССР.— Киев, 1989. 180 с.
Сотникова М. В. Хищные млекопитающие плиоцена — раннего плейстоцена: стратиграфическое значение.— М., 1989. 123 с.
Сотникова М. В. Род Chasmaporthetes Hay, 1921 из плиоцена России, Украины, Монголии и Таджикистана // Палеотериология (ред. Л. П. Татаринов).— М., 1994. С. 113—139.
Тлеубердина П. А., Байшашев Б. У. Новое захоронение гиппарионовой фауны в Тянь-Шане // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, 1987 Т. 9. С. 45—68.
Топчий В. Н., Бондаренко Т Г Полосатая гиена: были и небылицы // Природа. 1990. № 5. С. 32—35.

Arambourg C. Vertebres continentaux du Miocene superieur de l'Afrique du Nord // Publ. Serv. Carte Geol. Algerie, nouv. ser., Paleontol., 1959. T. 4. 161 pp.
Bonifay M.-F. Carnivores quaternaires du sud-est de la France // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur., 1971. Ser. C. T. 21. P. 43—377.
Bjork P. R. The Carnivora of the Hagerman local fauna (late Pliocene) of southwestern Idaho // Trans. Amer. Phil. Soc. new. ser. 1970. Vol. 60. Pt. 7, 54 pp.
Chen G., Schmidt-Kittler N. The deciduous dentition of Percrocuta Kretzoi and the diphyletic origin of the hyaenas (Carnivora, Mammalia) // Palaontol. Z., 1983. Bd. 157 Hf. 1—2. S. 159—169.
Clot A. La grotte de la Carriere (Gerde, Ht. Pyrenees). Stratigraphie et paleontologie des carnivores.— Toulouse, 1980. 239 pp.
Colbert E. H., Hooijer D. A. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1953. Vol. 102. Art. 1. P. 7—134.
Collier G. E., O'Brien S. J A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance // Evolution, 1985. Vol. 39. P 473—487
Dawkins W B. On the dentition of Hyaena spelaea, and its varieties, with notes on the recent species // Nat. Hist. Review, Quart. J. Biol. Sci., 1865. Vol. 5. N 17. P. 80—96.
Ehrenberg K. Die Höhlenhyane. I. Schädel und Gebiss // Abh. Zool.-Botan. Ges. Wien, 1938. Bd. 17. Hf. 1. S. 24—130.
Ewer R. F. Some adaptive features in the dentition of hyaenas // Ann. Magaz. Natur. Hist., ser. 12, 1954. Vol. 7. N 75. P 188—194.
Gaudry A. Animaux fossiles et Geologie de l'Attique.— Paris, 1862. 476 pp.
Gaudry A. Animaux fossiles du Mont Leberon (Vaucluse).— Paris, 1873. 180 pp.
Ginsburg L.‹Les Carnivores du Miocene de Beni Mellal (Maroc) // Geol. Mediterr 1977. T 4, N 3. P. 225—240.

Howell F. C., Petter G. The Pachycrocuta and Hyaena lineages (Plio-Plestocene and extant species of the Hyaenidae) // Geobios, 1980. N 13. Fasc. 4. P. 579—623.
Howell F. C., Petter G. Comparative observations on some Middle and Upper Miocene Hyaenids. Genera: Percrocuta Kretzoi, Allohyaena Kretzoi, Adcrocuta Kretzoi (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) // Geobios, 1985. N 18. Fasc. 4. P. 419—476.
Jaarsveld A. S. van, Henschel J. R., Skinner J. D. Improved age estimation in spotted hyaenas (Crocuta crocuta) // J. Zool. London, 1987 Vol. 213. N 4. P. 758—762.
Kretzoi M. Die Raubtiere von Gombaszog nebst einer Ubersicht der Gesamtfauna // Ann. Mus. Nat. Hungar., 1938. Bd. 31. S. 89—157.
Kurtén B. The status and affinities of Hyaena sinensis Owen and Hyaena ultima Matsumoto // Amer. Mus. Novitates, 1956. N 1764. 48 pp.
Kurtén B. Percrocuta Kretzoi (Mammalia, Carnivora), a group of Neogene hyaenas // Acta Zool. Cracov., 1957 Vol. 2. N 16. P. 375—404.
Kurtén B. Fossil Hyaenidae from the excavations at Stranska skala // Stud. Mus. Morav. Anthropos, 1972. Vol. 20. P. 113—120.
Leche W Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebiss bei den Saugetieren. I. Mitteilung // Zool. Jahrb., Syst., 1909. Bd. 28. S. 449—456.
Leche W Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebiss bei den Saugetieren. II. Viverridae, Hyaenidae, Felidae, Mustelidae, Creodonta // Zool. Jahrb., Syst., 1915. Bd. 38. S. 275—370.
Mellett J. S. Mammalian carnassial function and the "every effect" // J. Mammal., 1981. Vol. 62. N 1. P. 164—166.
Ozansoy F. Etude des gisements continentaux et des mammiferes du Cenozoique de Turque // Mem. Soc. Geol. France, 1965. T. 102. 92 pp.
Pavlov M. Mammiferes Tertiaires de la Nouvelle Russie. 2 Partie. Aceratherium incisivum, Hipparion, Proboscidea, Carnivora // Nouv. Mem. Soc. Imper. Natur. Moscou, 1915. T. 17 Livr. 4. P. 1—78.
Pei W. C. On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien // Palaentol. Sinica, Ser. C, 1934. Vol. 8. Fasc. 1. 166 p.
Pilgrim G. E. Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe.— London, 1931. 174 p.
Qiu Z. Die Hyaenidae aus dem Ruscinian and Villafranchium Chinas // Munch. Geowiss. Abhandl., 1987. N 9. 110 S.
Qiu Z., Xie J., Yan D. Discovery of skull of Dinocrocuta gigantea // Vertebr. Palasiat., 1988. Vol. 26. N 2. P. 128—138.
Reynolds S. H. A monograph on the British Mammalia of the Pleistocene period. Vol. 2. Part. 1. The cave Hyaena // Palaeontographical Society, 1902. Vol. 56. 25 pp.
Rieger I. Beobachtungen zur Anfzucht von Streifenhyanen, Hyaena hyaena // Vier. Naturf. Ges. Zurich, 1979. Bd. 124. N 3. S. 169—183.
Schmidt-Kittler N Raubtiere aus dem Jungtertiar Kleinasiens // Palaeontographica, Abt. A. 1976, Bd. 155. Lfg. 1—4. 131 S.
Schütt G. Hyaenidenfunde aus dem Villafranchien der Turkei // Mitt. Geol. Inst. Techn. Univ. Hannover, 1971. Hf. 10. S. 119—140.
Schütt G. Die Carnivoren von Wurzburg—Schalksberg. Mit einem Beitrag zur biostratigraphischen und zoogeographischen Stellung der altpleistozanen Wirbeltierfaunen vom Mittelmain (Unterfranken) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh., 1974. Bd. 147. Hf. 1. S. 61—90.
Terzea E. Considerations sur la dentition lacteale de Crocuta spelaea (Goldfuss) // Revue Roumaine Biol. Ser. Zool., 1964. T. 9. N 3. P. 151—162.
Viret M. J Le loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de Mammiferes villafranchiens // Nouv. Archiv. Mus. d'Hist. Natur. Lyon, 1954. Fasc. 4. 197 pp.
Werdelin L. Hyaenas: the rise and fall of a carnivore family // Geol. foren. Stockholm forhandl., 1991. Vol. 113. N 1. P. 95.
Werdelin L., Solounias N. Studies of fossil hyaenas: the genus Adcrocuta Kretzoi

and the interrelationships of some hyaenid taxa // Zool. J. Linn. Soc., 1990. Vol. 98. N 4. P. 363–386.

Werdelin L., Solounias N. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution // Fossils and strata, 1991. N 30. 104 pp.

Werdelin L., Turner A., Solounias N. Studies of fossil hyaenids: the genera Hyaenictis Gaudry and Chasmaporthetes Hay, with a reconsideration of the Hyaenidae of Langebaanweg, South Africa // Zool. J. Linn. Soc., 1994. Vol. 111. N 3. P. 197—217

Zdansky O. Jungtertiare Carnivoren Chinas // Palaeontol. Sinica. Ser. C, 1924. Vol. 2. Fasc. 1. 149 S.

Zdansky O. Quartare Carnivoren aus Nord-China // Palaeontol. Sinica, Ser. C. 1925. Vol. 2. Fasc. 2. 29 S.

Zdansky O. Die Saugetiere der Quartarfauna von Chou-K'ou-Tien // Palaeontol. Sinica, Ser. C, 1928. Vol. 4. Fasc. 4. 146 S.

Summary

G. F. Baryshnikov, A. O. Averianov

DECIDUOUS TEETH OF CARNIVOROUS MAMMALS (ORDER CARNIVORA)
PART V. FAMILIES PROTELIDAE AND HYAENIDAE

Deciduous teeth of 3 recent and 6 extinct species of hyaenids and protelids have been studied. The structure of deciduous teeth confirms separation of "percrocutoid" hyenas from the family Hyaenidae. Along with the *Proteles cristatus* they form the family Protelidae which is characterized in particular by a considerable shifting of metaconid *D*/4 backwards. The family Hyaenidae does not include Ictitheriinae which are similar in the structure of milk cheek teeth to Viverridae—Herpestidae (talonid on *D*/4 has three cusps and a basin). We distinguish a number of separate lines of development in the evolution of the Hyaenidae — subfamilies Hyaenotheriinae and Hyaeninae, within the latter tribes Hyaenini, Hyaenictini, Adcrocutini, and Crocutini. The latter three tribes are designated here for the first time. The structure of deciduous teeth and postcranial skeleton in *Adcrocuta* evidences the lack of close relationships between this form and the group of genera *Pliocrocuta, Pachycrocuta* and *Crocuta*.

ISSN 0206—0477 **ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**
СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т. 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 599.742.7

М. В. Саблин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ РЫСЬ, LYNX LYNX ИЗ СТОЯНОК КОСТЕНКИ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Исследование костных остатков рыси из позднепалеолитических стоянок Костенки в Воронежской области показало, что рысь из Костенок была крупным животным и имела размеры и пропорции нижних коренных, близкие к тем, которые характерны для современной рыси, *Lynx lynx* Северной Европы и Сибири. В то же время относительно слабая выраженность метаконид-талонидного комплекса на *M*/1 сближает ее с верхнеплейстоценовыми рысями Западной и Центральной Европы, а также с рецентными центральноазиатскими формами.

Первые представители рода *Lynx* Kerr, 1792 появляются в нижнем виллафранке. Ископаемые остатки рысей этого времени известны из многих местонахождений на территории Евразии (Сотникова, 1979; Werdelin, 1981). Детальное описание и реконструкция внешнего облика этой своеобразной кошки были сделаны Куртеном (Kurtén, 1978). Многие авторы (Kurtén, 1968; Werdelin, 1981) указывают на крупную нижневиллафранкскую *Lynx issidorensis* Croiset et Jobert, 1828 как на предковую форму для всех современных и вымерших рысей. Из отложений нижнего виллафранка Азии найдены остатки очень похожей на нее *Lynx shansius* Teilhard de Chardin, 1945 (Сотникова, 1979).

Остатки *Lynx issidorensis* обычны и для более поздних отложений среднего и верхнего виллафранка Европы (Fabrini, 1896; Viret, 1954). В составе же фаунистических комплексов нижнего плейстоцена эта рысь редка. Фрагментарные находки известны лишь из местонахождений Франции (Blanzac—Solilhac) и Германии (Mauer) (Kurtén, 1957)

Среднеплейстоценовые рыси Европы мельче современных и относятся разными авторами либо к *Lynx spelaea* Bonifay, 1971 (Bonifay, 1971), либо к *Lynx pardina spelaea* Boule, 1910 (Werdelin, 1981) Из отложений того же геологического возраста с тер-

ритории Азии известна близкая к европейской по размеру *Lynx teilhardi* Pei, 1934 (Pei, 1934)

Остается открытым вопрос о происхождении вида *Lynx lynx* L., 1758 — современной крупной кошки, отличающейся от среднеплейстоценовых представителей подрода рядом особенностей строения черепа и зубной системы (Kurtén, 1963, 1987; Werdelin, 1981). Считается, что она возникла в Азии в самом начале верхнего плейстоцена, затем проникла в Европу и через некоторое время почти повсеместно вытеснила обитавшую здесь мелкую форму. В связи с этим не совсем ясен статус иберийской рыси *Lynx pardina* Temminick, 1824. Большинство российских исследователей считает ее подвидом северной рыси (Новиков, 1956; Гептнер, Слудский, 1972; Матюшкин, 1974), а среди западноевропейских ученых преобладает иная точка зрения — они выделяют иберийскую рысь в отдельный вид (Werdelin, 1981; Garcia—Perea, 1985; Kurtén, 1987)

Остатки позднеплейстоценовых рысей *Lynx lynx* известны из пещер южной и центральной Европы (Terzea, 1963; Clot, 1974) и верхнепалеолитических стоянок Украины (Пидопличко, 1951). Кости животных голоценового возраста известны из неолитических поселений с территории Дании (Degerbol, 1933).

Еще в средневековье ареал вида охватывал всю лесную зону умеренного пояса Евразии от Атлантики до Тихого океана. В настоящее время рысь практически исчезла в Западной Европе, сократились места ее обитания и на востоке (Festetics, 1981).

МАТЕРИАЛ

Палеолитические стоянки Костенки располагаются на правом берегу р. Дон у села Костенки Воронежской области. Всего на настоящий момент известно 25 стоянок. Наиболее древние из них имеют возраст более 35 тыс. лет, большинство же поселений датируется временем от 25 до 17 тыс. лет (Праслов, Рогачев, 1982).

Фрагмент нижней челюсти рыси из верхнепалеолитической стоянки Костенки 21 был обнаружен при проведении раскопок в 1971 г. Первое сообщение об этой находке было сделано И. Е. Кузьминой (см. Иванова и др., 1987) Материалы из раскопок 1989 г. в Костенках 1 (слой 1), где были найдены обломки лопатки, плечевой, бедренной кости, а также два фрагмента метаподий и когтевая фаланга, не публиковались. Все образцы хранятся в отделении истории фауны Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН №№ 34368, 34388).

Фрагмент нижнечелюстной кости из Костенок 21 полуразрушен, что позволило изучить строение и пропорции лишь предкоренных и хищнического зуба. С костей посткраниального скелета снять стандартные промеры оказалось невозможным, ввиду их плохой сохранности.

Для сравнения были привлечены черепа современной рыси

Lynx lynx Европы, Кавказа. Центральной Азии и Сибири из коллекции ЗИН. Использованы также литературные данные об ископаемых остатках виллафранкских (Векуа, 1972; Сотникова, 1979; Fabrini, 1896; Viret, 1954; Kurtén, 1978) и плейстоценовых рысей (Boule, 1906, 1927; Voelcker, 1930; Pei, 1934; Paulus, 1945; Kurtén, 1957, 1987; Terzea, 1963; Bonifay, 1971; Clot, 1974). Полученные промеры и литературные данные сведены в таблицу.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ

Зубы. Длина *P*/3 — 9.5 мм, *P*/4 13.0 мм, *M*/1 — 15.7 мм. Ширина, соответственно — 5.1 мм, 5.8 мм и 6.9 мм. Все размеры укладываются в пределы вариаций современной *Lynx lynx* (см. таблицу) На *M*/1 имеется отчетливый талонид, метаконид слабо выражен (рис. 1).

Незначительное развитие талонида и слабая выраженность метаконида на *M*/1 рыси из Костенок сближает ее с современными рысями Центральной Азии, у которых такой морфотип встречается в большинстве случаев. Такая же форма нижнего хищнического зуба характерна и для рысей из верхнеплейстоценовых отложений пещер французских Пиренеев (Clot, 1974) и румынских Карпат (Terzea, 1963). У современных рысей Европы такой тип строения *M*/1 крайне редок.

Многофакторный анализ не выявил достоверных отличий в размерах и пропорциях зубов нижней челюсти *Lynx lynx*, относимых к разным подвидам, поэтому определить вероятное систематическое положение рыси из Костенок внутри группы современных рысей по имеющемуся материалу не представляется возможным. Следует, однако, отметить, что среди «северных» или «таежных» рысей особи сходные по размеру и пропорциям зубов с ископаемым экземпляром встречаются чаще. Наиболее редки такие формы в выборке из Центральной Азии.

Зубы костенковской рыси значительно крупнее зубов самых крупных представителей *Lynx* cf. *pardina* из Западной Европы (см. табл.) Хотя Куртен (Kurtén, 1963, 1987) указывает на возможное присутствие в средне-верхнеплейстоценовых фаунах Европы очень крупной парделевой рыси, материал для сравнения с фрагментом из Костенок отсутствует. На рис. 2 видно, что по соотношению длин *P*/4 и *M*/1 фрагмент нижней челюсти из Костенок не мог принадлежать *Lynx* cf. *pardina*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что по размерам и пропорциям нижних коренных зубов всех ископаемых представителей рода *Lynx* с территории Евразии можно условно разделить на 3 группы: 1 — это крупные древние рыси из виллафранка — нижнего плей-

Размеры нижних коренных зубов у виллафранкских, плейстоценовых и современных рысей Евразии

Measurements of lower teeth of the Villafranchian, Pleistocene and Recent lynx of Eurasia

Промеры (мм), индексы (%)		Виллафранк-ранний плейстоцен *Lynx* cf. *issidorensis*			Средний-верхний плейстоцен *Lynx* cf. *pardina*			Верхний плейстоцен — современность *Lynx lynx*		
		n	lim	$M \pm m$	*n*	lim	$M \pm m$	*n*	lim	$M \pm m$
Длина	*P/3*	16	9.0—11.3	10.2±0.17	25	7.1—9.3	8.5±0.12	76	8.5—11.6	10.0±0.06
Ширина	*P/3*	16	4.9—6.1	5.3±0.08	25	4.2—5.3	4.6±0.06	76	4.4—6.0	5.3±0.04
Длина	*P/4*	16	11.5—14.3	12.6±0.20	25	9.8—12.0	10.9±0.11	76	11.4—13.8	12.4±0.06
Ширина	*P/4*	16	5.7—7.1	6.2±0.08	25	4.6—7.3	5.4±0.10	76	5.5—6.6	5.9±0.03
Длина	*M/1*	16	13.5—16.5	15.1±0.20	25	13.0—15.2	13.9±0.12	76	13.2—17.5	15.6±0.10
Ширина	*M/1*	16	6.0—7.8	6.7±0.11	25	5.3—6.5	6.0±0.06	76	5.4—7.5	6.7±0.05
	1:5	16	62.1—74.1	67.6	25	48.6—68.2	61.2	76	56.8—77.3	64.1
	3:5	16	77.4—89.7	83.9	25	68.4—90.2	78.2	76	72.2—90.2	79.3

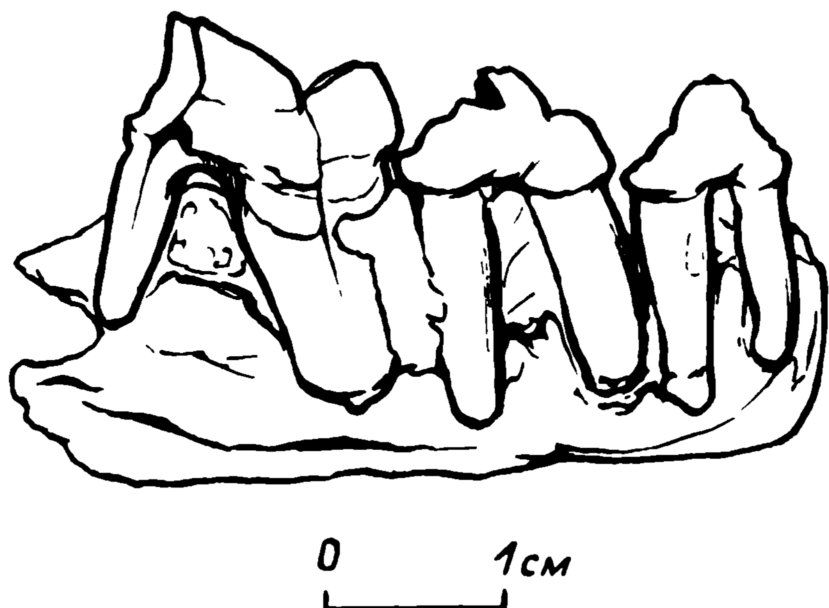


Рис. 1. Фрагмент нижней челюсти рыси *Lynx lynx* из верхнепалеолитической стоянки Костенки 21 (Воронежская область)

Fig. 1. Fragment of mandible of lynx, *Lynx lynx* from Upper Palaeolithic site Kostenki 21 (Voronezh Region)

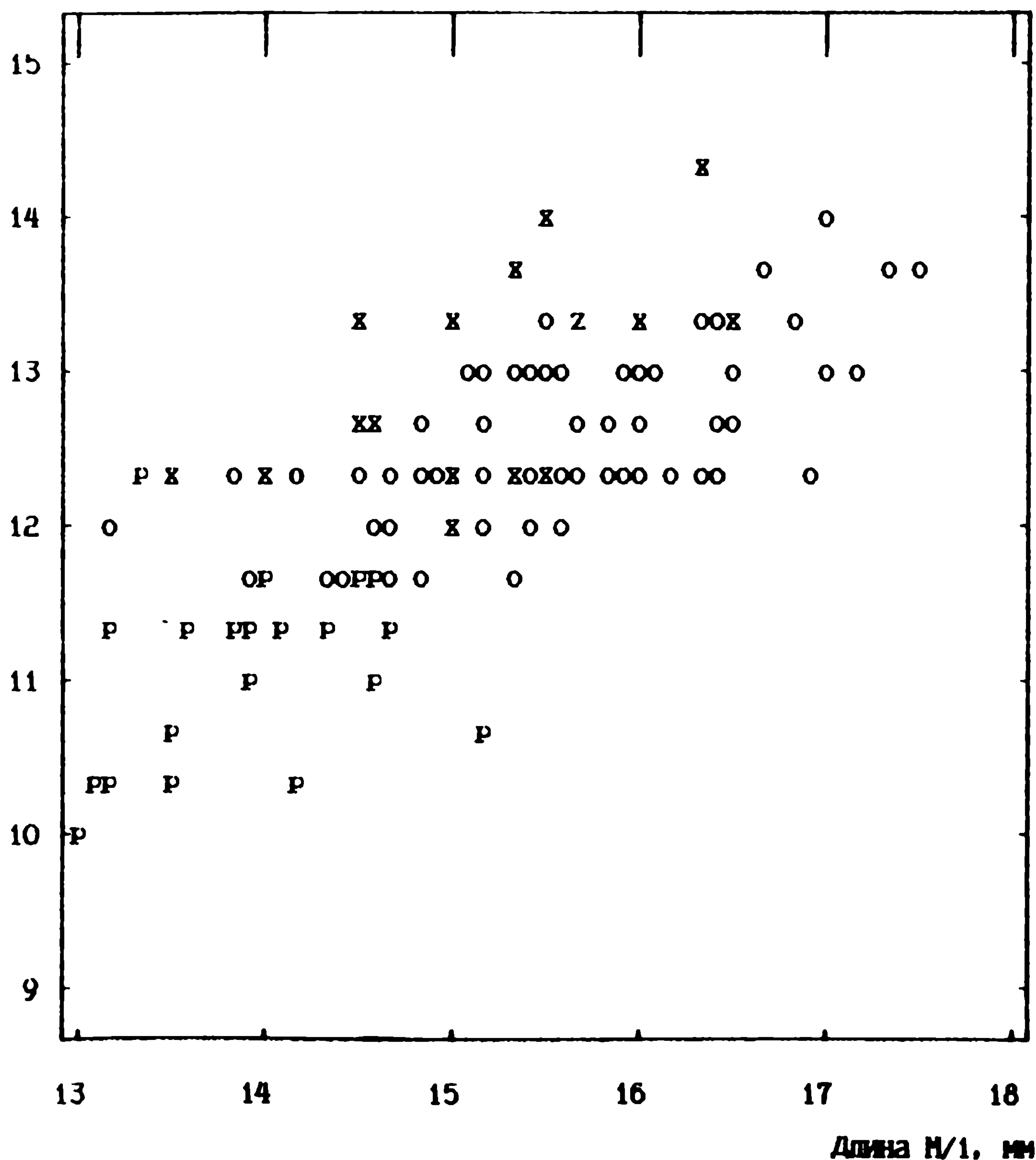


Рис. 2. Соотношение длины *P*/4 и длины *M*/1 у виллафранкских, плейстоценовых и современных рысей Евразии:

x — *Lynx* cf. *issidorensis* (виллафранк нижний плейстоцен), *p* — *Lynx* cf. *pardina* (средний верхний плейстоцен), *o* — *Lynx lynx* (верхний плейстоцен современность), *z* — *Lynx lynx* из Костенок (верхний плейстоцен)

Fig. 2. Scatter diagramm of *P*/4 and *M*/1 lengths of the Villafranchian, Pleistocene and Recent lynx of Eurasia:

x — *Lynx* cf. *issidorensis* (Villafranchian Early Pleistocene), *p* — *Lynx* cf. *pardina* (Middle — Late Pleistocene), *o* — *Lynx lynx* (Late Pleistocene — Recent), *z* — *Lynx lynx* from site Kostenki (Late Pleistocene)

стоцена *Lynx* cf. *issidorensis*; 2 — мелкие рыси среднего — верхнего плейстоцена *Lynx* cf. *pardina*; 3 — крупная верхнеплейстоценовая рысь *Lynx lynx*.

Рысь из Костенок имела размеры и пропорции зубов нижних коренных зубов, близкие к тем, что характерны для современной *Lynx lynx* северной Европы и Сибири. В то же время относительно слабая выраженность метаконид-талонидного комплекса на *M/1* сближает ее с верхнеплейстоценовыми рысями западной и центральной Европы, а также с рецентными центральноазиатскими формами.

В эпоху отложения лессовидного суглинка Костенковских стоянок на Верхнем Дону рысь обитала, вероятно, в хвойных и мелколиственных зарослях поймы и залесенных логах надпойменной террасы. Обширные пространства холодной степи в то время доминировали и были малопригодны для ее существования. Кормовая база, напротив, была превосходной. Обилие костей крупного донского зайца (*Lepus tanaiticus*) на стоянках первобытных людей говорит об изрядной численности этого основного объекта охоты европейской рыси.

Автор благодарит И. Е. Кузьмину и Н. Д. Праслова за предоставленный материал, а М. Н. Павлову — за выполнение рисунков.

ЛИТЕРАТУРА

Векуа А. К. Квабебская фауна акчагыльских позвоночных.— М., 1972. 352 с.

Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза.— М., 1972. Т. 2. Ч. 2. 552 с.

Иванова М. А., Кузьмина И. Е., Праслов Н. Д. Фауна млекопитающих Гмелинской позднепалеолитической стоянки на Дону // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 168. С. 66—99.

Матюшкин Е. Н. Рысь.— М., 1974. 62 с.

Новиков Г А. Хищные млекопитающие фауны СССР.— М.—Л., 1956. 294 с. (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР. Т 62).

Пидопличко И. Г О ледниковом периоде. Вып. 2.— Киев, 1951. 264 с.

Праслов Н. Д., Рогачев А. Н. (ред.) Палеолит Костенковско-Борщевского района на Дону.— Л., 1982. 285 с.

Сотникова М. В. Род Felis (Lynx) в плиоцене Монголии и СССР // Фауна Мезозоя и Кайнозоя Монголии.— М., 1979. С. 23—30.

Bonifay M. Carnivores Quaternaires du Sud-Est de la France // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. N.S., 1971. T. 21. Fs. 2. P. 43—377.

Boule M. Les Grottes de Grimaldi (Baousse-Rousse).— Monaco, 1906. T. 1. Fs. 4. P. 237—362.

Boule M. La Grotte de L'Observatoire a Monaco // Arch. Inst. Paleontol. Humaine.— Paris, 1927. Mém. 1. 113 pp.

Clot A. Nouveaux restes osseux de Lynx dans les Pyrenees // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse, 1974. T. 110, Fs. 1—2. P 157—169.

Degerbol M. Danmarks Pattedyr i Fortiden // Vidensk. Medd. Dansk. naturhist. Foren., 1933. Bd 96. P. 357—641

Garcia-Perea R. Review of the biometrical and morphological features of the skull of the Iberian lynx, Lynx pardina (Temminck, 1824) // Saugetierkund. Mitteilungen, 1985. Bd 32. N 3. P. 249—259.

Fabrini E. La lince del pliocene italiano // Palaeontogr. Ital., 1896. Vol. 2. P. 1—24.

Festetics A. Das ehemalige und gegenwartige Vorkommen des Luches Lynx lynx (Linne, 1758) in Europa und seine Wiedereinburgerund in einigen europaischen Landern // Saugetierkund. Mitteilungen, 1981 N 29. Vol. 1. S. 21—77.
Kurtén B. A note on the systematic and evolutionary relationships of Felis teilhardi Pei // Vertebrata palasiatica, 1957 Vol. 1. N 2. P. 123—128.
Kurtén B. Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition // Soc. Sci. Fennica, 1963. Comment. Biol. T 26. N 4. 12 pp.
Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe.— London, 1968. 317 p.
Kurtén B. The Lynx from Etouares, Lynx issiodorensis (Croizet & Jobert), late Pliocene // Ann. Zool. Fennici, 1978. Vol. 15. P. 314—322.
Kurtén B. Fossil pardel lynx (Lynx pardina spelaea Boule) from a cave in southern France // Ann. Zool. Fennici, 1987. Vol. 24. P. 39—43.
Paulus M. Etudes sur la faune quaternaire de la vallee inferieure du Gard ou Gardon. 1.— Les Lynx // Bull. Mus. Hist. Natur. Marseille, 1945. T. 5. N 3. P. 41—72.
Pei W.-C. On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien // Paleontol. sinica, 1934. Vol. 8. Fs. 1. P. 1—216.
Terzea E. Observatii asupra morfologiei lui Felis (Lynx) lynx L. foss si citeva consideratii asupra raspindirii speciei pe teritoriul R.P.R. // Studii Cercetari Biol., Ser. Biol. Animala, 1963. T. 15. N 3. P. 353—364.
Viret J. Le loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammiferes Villafranchiens // Nouvel. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 1954. Vol. 4. 197 pp.
Voelcker J Felis issiodorensis Croiset von Mauer // Sitzungzber. Helderberger Acad. Wisenschaft. 1930. N 12. 8 S.
Werdelin L. The evolution of Lynxes // Ann. Zool. Fennici, 1981. Vol. 18. P. 37—71.

Summary

M. V. Sablin

UPPER PALEOLITHIC LYNX (LYNX LYNX) FROM KOSTENKI SITES (VORONEZH REGION, RUSSIA)

Bone remains of lynx from Late Paleolithic Kostenki sites in Voronezh Region have been investigated. A fragment of the right mandible with *P*/3, *P*/4, *M*/1 was studied in detail. A comparison with recent lynxes of Eurasia and also with Pleistocene and Villafrancian lynxes was made. Tables of measurements are given. Lynx from Kostenki was a large animal and had sizes and proportions of lower teeth similar to those typical of recent *Lynx lynx* from Siberia and Northern Europe. At the same time the weakly expressed metaconid-talonid complex on *M*/1 makes it more similar to the Upper Pleistocene lynxes from Western and Central Europe and also with recent forms from Central Asia.

ISSN 0206—0477 **ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**

СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 569.742.1

Г. Ф. Барышников

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ КРАСНЫЙ ВОЛК, CUON ALPINUS (CARNIVORA, CANIDAE), ИЗ ПАЛЕОЛИТИЧЕСКИХ СТОЯНОК БОЛЬШОГО КАВКАЗА

Позднеплейстоценовые остатки *Cuon alpinus* известны на Большом Кавказе преимущественно из мустьерских слоев пещерных палеолитических стоянок, расположенных выше 750 м над ур. м. В Закавказье (пещеры Кударо 1, Кударо 3, Цона, Кепшинская) встречался крупный подвид *C. alpinus caucasicus*. Более мелкая форма неясного подвидового статуса населяла Северный Кавказ (Матузка, Ильская 1). По морфологии и относительной длине нижних коренных зубов *C. a. caucasicus* был более похож на красных волков среднего плейстоцена Евразии (*C. priscus, C. rosi, C. alpinus fossilis, C. a. antiquus*), чем на одновозрастный ему подвид *C. a. europaeus* из позднего плейстоцена Европы. Примитивный характер озубления *C. a. caucasicus* согласуется с представлением о том, что горные леса Западного Закавказья в течение второй половины плейстоцена играли роль рефугиума.

ВВЕДЕНИЕ

Красный волк, *Cuon alpinus* (Pallas, 1811), населяющий в настоящее время Восточную Азию от Сибири на севере до Явы и Суматры на юге, был в плейстоцене распространен значительно шире и встречался в Европе и Северной Америке (Kurtén, 1968; Kurtén, Anderson, 1980; Youngman, 1993).

На Кавказе остатки *Cuon* sp. были впервые определены из пещеры Кударо 1 (Верещагин, 1959) Позднее из мустьерских отложений в пещерах Кударо 3, Кударо 1 и Кепшинская был описан особый плейстоценовый подвид *Cuon alpinus caucasicus* Baryshnikov (Барышников, 1978). Его голотип (правая нижняя челюсть, ЗИН 31241) происходит из слоя 3 пещеры Кударо 3. В дальнейшем *C. alpinus* на Кавказе отмечался в мустьерских фаунах пещеры Цона (Векуа и др., 1987), пещеры Матузка (Барышников, Голованова, 1989) и стоянки открытого типа Ильская 1

(Hoffecker et al., 1991). Обе последние находки были отнесены к *C. a. caucasicus*.

В данной статье рассмотрены новые ископаемые материалы, добытые при археологических раскопках Кударских пещер, а также приведено сравнение плейстоценовых форм *C. alpinus* в пределах Палеарктики.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

Изученная коллекция происходит из 5 палеолитических стоянок, расположенных в западной части Большого Кавказа (рис. 1). Стоянки имеют различные гипсометрические отметки, но наибольший материал приурочен к пещерам, расположенным выше 750 м над ур. м. (Кударо 3, Кударо 1, Матузка). В каждом из местонахождений более низкого высотного уровня (Кепшинская пещера, Ильская 1) найдены только по одному изолированному клыку.

Наибольшее число костей и зубов красного волка происходит из пещерных стоянок Кударо 3 и Кударо 1, лежащих на левом берегу реки Джорджори. Они собраны в результате раскопок проф. В. П. Любина (Институт истории материальной культуры

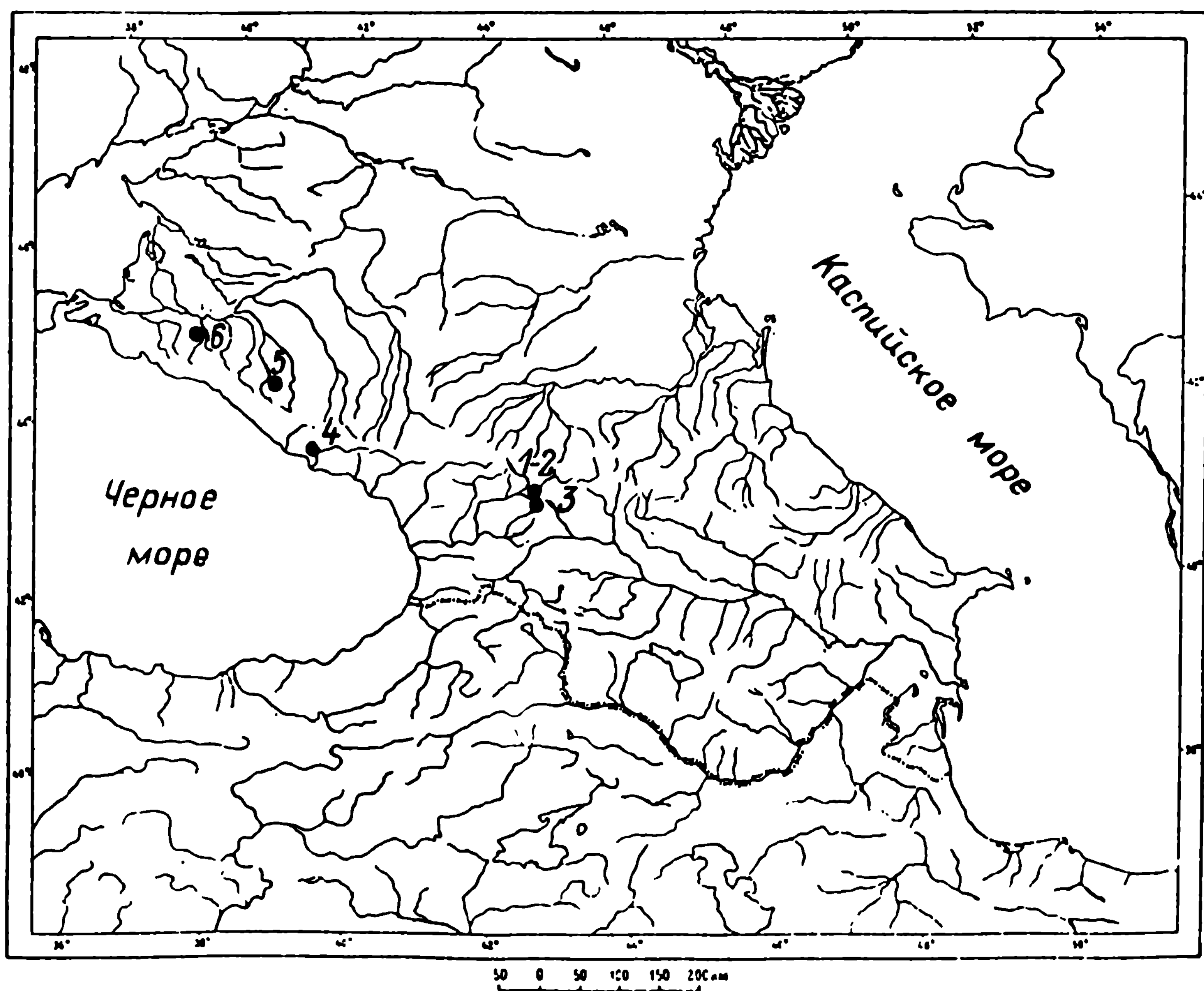


Рис. 1. Находки *Cuon alpinus* на палеолитических стоянках Кавказа:
1 — Кударо 3, *2* — Кударо 1, *3* — Цона, *4* — Кепшинская пещера, *5* — Матузка, *6* — Ильская 1

Fig. 1. Findings of *Cuon alpinus* at Paleolithic sites of the Caucasus:
1 — Kudaro 3, *2* — Kudaro 1, *3* — Tsona, *4* — Kepshinskaya Cave, *5* — Matuzka, *6* — Ilskaya 1

РАН, Санкт-Петербург) в 1957—1961 и 1974—1981 гг. В пещере Кударо 3 остатки *C. alpinus* приурочены к отложениям ашельской (слои 5—6), мустьерской (слои 3—4) и мезолитической (слои 2) эпох, а в пещере Кударо 1 — только к мустьерским слоям 3—4. Имеются абсолютные датировки, полученные термолюминисцентным методом для размытой границы между слоями 4 и 5 в пещере Кударо 3: 245.000±49.000 (RTL-534), 252.000±51.000 (RTL-511); а также радиоуглеродная дата для слоя 3а в пещере Кударо 1: 44.150±2.400 (Gr-6079) (Любин, 1993). Материалы на Кударских стоянках распределены следующим образом. Пещера Кударо 3: слой 6 — 2, слой 5 — 1, слой 4е — 3, слои 4а—4д — 24, слои 3—4 — 29, слой 3 — 67, слои 2—3 — 5, слой 2 — 2, всего 133 остатка. Пещера Кударо 1: слои 4—5а — 1, слой 4 — 1, слои 3—4 — 3, слой 3 — 8; всего 13 остатков.

Из пещеры Матузка, расположенной в бассейне р. Пшехи, исследована коллекция, собранная в ходе археологических работ Л. В. Головановой (Институт истории материальной культуры РАН) в 1985—1988 гг. Здесь найдены в слое 3 нижний клык и 2 обломка *M*/1, а в слое 5б — первый шейный позвонок (атлант).

Весь ископаемый материал хранится в отделении истории фауны Зоологического института РАН (ЗИН) в Санкт-Петербурге.

Для сравнения использовались плейстоценовые сборы по *C. alpinus* cf. *priscus* Thenius из грота Араго в южной Франции (колл. Музея человека в Париже, №№ 204, 1558, 6214) и *Cuon nischneudensis* Tscherski из Нижнеудинской пещеры (ЗИН 3739, 3740, 3741). Были также изучены черепа современных *C. alpinus* из коллекций ЗИН (17 экз.), Зоологического музея Московского университета (3 экз.), Национального музея естественной истории в Вашингтоне (2 экз.), Музея естественной истории Филда в Чикаго (10 экз.), Национального музея естественной истории в Париже (4 экз.), Национального музея естественной истории в Стокгольме (4 экз.). Промерены два скелета взрослых животных из колл. ЗИН: *C. a. alpinus* (10812, самка, Сидеми, Приморский край), *C. a. hesperius* (15229, самец, Аксай, Семиреченская область).

МЕТОДИКА

Для зубов измерялась наибольшая длина (*L*) и наибольшая ширина (*W*) коронки, при этом на резцах и клыках длина бралась у нижнего края эмали. На верхних коренных *P*4/ и *M*1/ измерялась длина паракона (*Lp*) по буккальному краю. Под длиной (*Lt*) и шириной (*Wt*) талона *M*1/ понимается наибольшая длина и наибольшая ширина внутреннего отдела зуба (талона). На нижнем *M*/1 бралась длина параконида (*Lpd*) и длина талонида (*Ltd*) по наружному краю и его наибольшая ширина (*Wtd*)

Фрагменты черепа и кости посткраниального скелета промерялись по схеме, разработанной фон ден Дриш (von den Driesch, 1976). Промеры имеют следующие обозначения.

Позвонки: *BFcd* — ширина в каудальных суставных фасетках (у атланта и эпистрофея), или ширина каудального отдела тела позвонка; *BFcr* — ширина в краниальных суставных фасетках (у атланта и эпистрофея), или ширина краниального отдела тела позвонка; *BPacd* — ширина в каудальных суставных отростках; *BPacr* — ширина в краниальных суставных отростках; *GB* — наибольшая ширина; *GL* — наибольшая длина; *GLF* — наибольшая длина от краниальных до каудальных суставных фасеток; *GLPa* — наибольшая длина от краниальных до каудальных суставных отростков; *H* — высота позвонка; *HFcd* — высота каудального отдела тела позвонка; *HFcr* — высота краниального отдела тела позвонка; *LAd* — длина дорзальной дуги атланта; *LAPa* — длина гребня эпистрофея, включая каудальные суставные отростки; *LCDe* — длина эпистрофея, включая зубовидный отросток; *PL* — физиологическая длина; *SBV* — наименьшая ширина эпистрофея.

Кости конечностей: *BD* — ширина диафиза метаподий посередине; *Bd* — ширина дистального конца; *BG* — ширина суставной впадины лопатки; *Bp* — ширина проксимального конца; *BPC* — ширина венечного отростка на локтевой кости; *DC* — диаметр головки бедренной кости; *DD* — передне-задний диаметр диафиза метаподий посередине; *Dd* — передне-задний диаметр дистального конца; *Dp* — передне-задний диаметр проксимального конца; *DPA* — диаметр через Processus anconaeus локтевой кости; *GB* — наибольшая ширина; *GD* — наибольший поперечный диаметр; *GL* — наибольшая длина; *GLP* — наибольшая длина суставного отростка лопатки; *LA* — длина вертлужной впадины таза; *LG* — длина суставной впадины лопатки; *LO* — длина олекранона; *SB* — наименьшая ширина шейки подвздошной кости; *SD* — наименьшая ширина диафиза; *SDO* — наименьший передне-задний диаметр олекранона; *SH* — наименьшая высота шейки подвздошной кости; *SLC* — наименьшая длина шейки лопатки.

При изучении морфотипической изменчивости *M/*1 использованы следующие признаки (рис. 2): редукция метаконида (1a—1b), наличие или отсутствие маленького бугорка на цингулиде с лингвальной стороны талонида (2a—2b), степень развития цингулида позади основания гипоконида (3a—3b).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зубная система. Величина нескольких изолированных верхних и нижних резцов и нижних клыков из Кударских пещер аналогична таковой как у современного *C. alpinus*, так и у плейстоценового подвида *C. a. nischneudensis* Tscherski, 1879 из Нижнеудинской пещеры в Иркутской области (табл. 1, 2). Верхние клыки у *C. a. caucasicus* немного крупнее.

Из пещеры Кударо 3 (слой 3—4) происходит обломок левой верхней челюсти *C. a. caucasicus* с *P*4/—*M*1/ (ЗИН 34343). По размерам и строению верхних коренных зубов плейстоценовый волк не отличается от материковых подвидов современного *C. alpinus* (табл. 3), но заметно мельче чем *C. a. antiquus* Matthew et Granger, 1923 из позднего среднего плейстоцена Китая (Colbert, Hoojer, 1953). Среди европейских форм по длине и

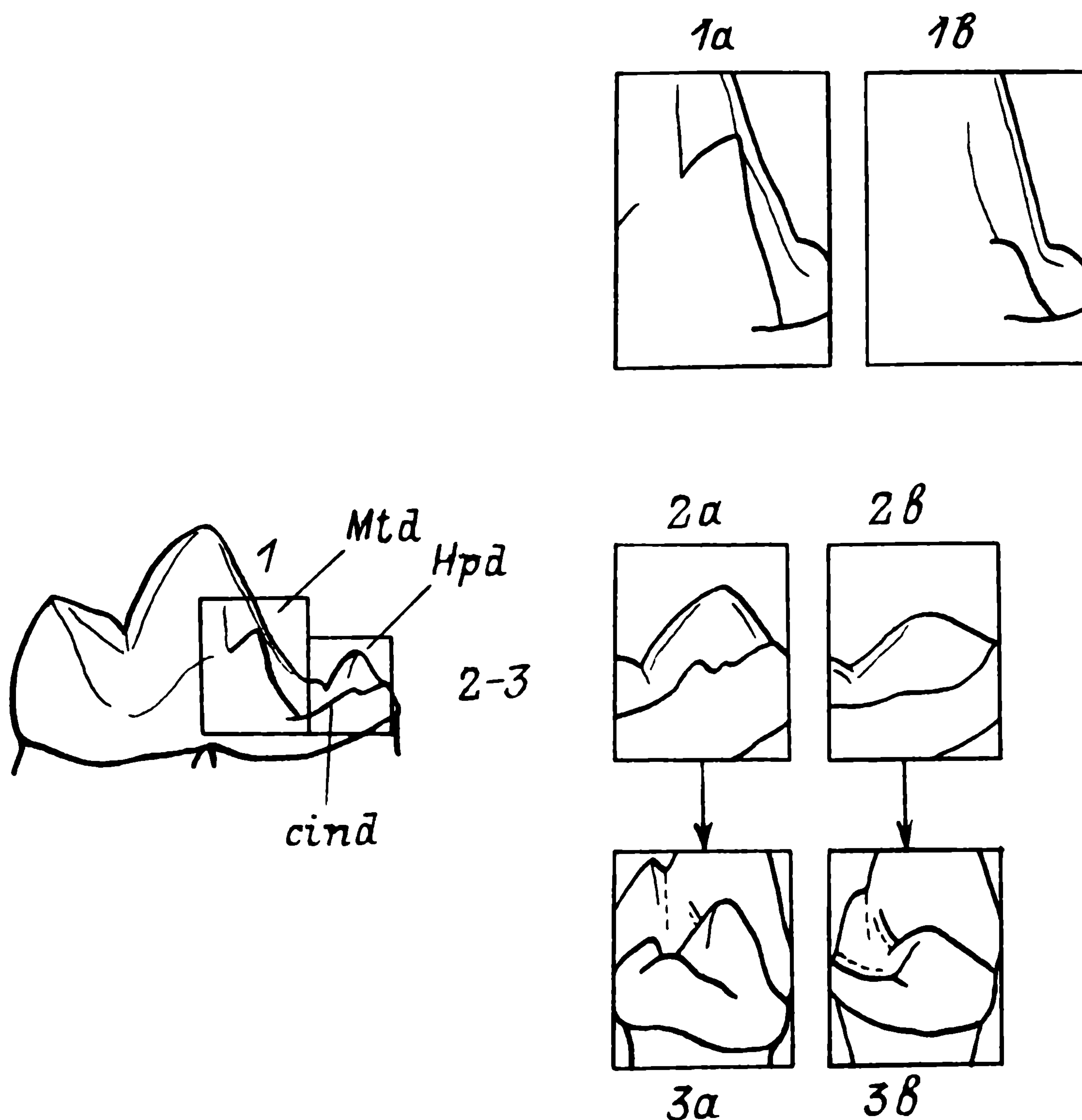


Рис. 2. Схема морфотипов *M*/1 у *Cuon alpinus*

Cind *Hpd* гипоконид; *Mtd* — метаконид Вид с лингвальной (*1*, *2*) задней (*3*) сторон

Fig. 2. Patterns of *M*/1 morphotypes in *Cuon alpinus*

Cind — cingulid, *Hpd* — hypoconid, *Mtd* — metaconid Lingual (*1*, *2*) and posteri (*3*)

ширине *M*1/ и по соотношению этих промеров *C. a. caucasicus* стоит ближе к позднеплейстоценовому подвиду *C. a. europaeus* Bourguignat, 1868, чем к среднеплейстоценовым *C. priscus* Thenius, 1954 и *C. a. fossilis* Nehring, 1890 (Argant, 1991).

Размеры нижних коренных из Кударских пещер крупнее, чем у современных подвидов *C. alpinus*, за исключением наиболее крупного из них номинативного (табл. 4). *C. a. alpinus* имеет такую же длину на всех премолярах (только *P*/2 у него длиннее), но ширина их в среднем несколько меньше. Сравнение с ископаемыми формами показало (рис. 3), что *P*/4 и *M*/1 у *C. priscus* (Хундсгейм, Мосбах, Петралона), *C. rosi* Pons Moya et Moya Sola, 1978 (пещера Виктория) и *C. a. fossilis* (Хеппенлох, Лунель—Вьель) из среднего плейстоцена Европы заметно длиннее (Thenius, 1954; Adam, 1959; Bonifay, 1971; Kurtén, Poulianos, 1977; Pons Moya, Moya Sola, 1978) Такие же длинные *P*/4 и *M*/1 имел *Cuon* sp. с Аляски (Cripple Creek Sump) (Youngmann, 1993)

Таблица 1. **Размеры резцов Cuon alpinus**

Table 1. **Size of incisives in Cuon alpinus**

Промеры, мм	n	lim	x	σ
*I*1/ длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	4.9		
Кударо 3, слой 4	1	5.1		
C. a. nischneudensis				
Нижнеудинская пещера	1	4.8		
C. alpinus, современность	6	4.2—4.7	4.53	0.16
*I*1/ ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	4.7		
Кударо 3, слой 4	1	4.6		
C. a. nischneudensis				
Нижнеудинская пещера	1	4.8		
C. alpinus, современность	6	3.7—5.0	4.42	0.43
*I*2/ длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3	1	5.5		
C. a. nischneudensis				
Нижнеудинская пещера	1	5.6		
C. alpinus, современность	7	4.4—5.5	5.09	0.36
*I*2/ ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3	1	4.8		
C. a. nischneudensis				
Нижнеудинская пещера	1	6.2		
C. alpinus, современность	7	4.5—5.9	5.21	0.40
*I*3/ длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	7.8		
C. a. nischneudensis				
Нижнеудинская пещера	1	7.1		
C. alpinus, современность	8	6.3—7.6	6.81	0.37
*I*3/ ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	6.2		
C. a. nischneudensis				
Нижнеудинская пещера	1	6.3		
C. alpinus, современность	8	4.8—5.7	5.22	0.33
I/2 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3	1	4.7		
C. alpinus, современность	4	3.7—4.0	3.82	0.11

Промеры, мм	n	lim	x	σ
I/2 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	5.0		
C. alpinus, современность	4	3.5—4.1	3.88	0.23
I/3 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	4.8		
Кударо 3, слой 3	1	5.0		
C. alpinus, современность	7	4.4—4.8	4.61	0.13
I/3 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, слой 3	1	4.7		
Кударо 3, слой 3	1	5.3		
C. alpinus, современность	7	4.3—5.6	4.89	0.38

Таблица 2. **Размеры клыков Cuon alpinus**

Table 2. **Size of canines in Cuon alpinus**

Промеры, мм	Длина, *L*				Ширина, *W*			
	n	lim	$\bar{x}$	σ	n	lim	$\bar{x}$	σ
*C*1/								
C. a. caucasicus								
Кударо 1, 3	8	10.4—11.6	11.01	0.48	8	6.4—7.1	6.79	0.30
C. a. nischneudensis								
Нижнеудинская пещера	1	9.4			1	6.4		
Современность								
C. a. alpinus	8	9.8—10.7	10.24	0.28	8	5.0—6.3	5.73	0.37
C. a. hesperius	9	9.0—11.1	9.86	0.59	9	4.9—6.9	5.98	0.63
C/1								
C. a. caucasicus								
Кударо 1, 3	3	10.0—10.6	10.37		3	6.6—7.1	6.85	
Современность								
C. a. alpinus	7	9.5—11.1	10.41	0.60	7	6.0—6.9	6.63	0.37
C. a. hesperius	12	8.7—10.8	9.75	0.63	12	6.1—7.3	6.73	0.39
C. a. primaevus	5	8.6—10.5	9.76	0.77	5	5.8—7.0	6.36	0.53
C. a. dukhunensis	3	8.6—9.4	9.10		3	6.0—6.6	6.33	
C. a. lepturus	2	9.2, 9.9			2	6.2, 7.1		
C. a. infuscus	6	8.4—10.2	9.32	0.56	6	5.9—6.7	6.35	0.26
C. a. javanicus	2	9.3, 10.1			2	6.1, 6.9		

Таблица 3. **Размеры верхних коренных Cuon alpinus**

Table 3. **Size of upper cheek teeth in Cuon alpinus**

Промеры, мм	*n*	lim	*x*	σ
P4/—M1/ длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	31.75		
Современность				
C. a. alpinus	9	30.6—33.2	31.80	1.00
C. a. hesperius	9	30.1—33.0	31.47	1.01
P4/ длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	21.2		
Современность				
C. a. alpinus	9	19.9—21.6	20.73	0.62
C. a. hesperius	9	19.8—21.6	20.61	0.66
P4/ длина паракона (*Lp*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	12.95		
Современность				
C. a. alpinus	9	12.2—13.7	12.93	0.42
C. a. hesperius	9	12.2—14.5	12.86	0.70
P4/ ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	10.5		
Современность				
C. a. alpinus	9	9.3—10.9	10.10	0.57
C. a. hesperius	9	9.0—10.5	9.80	0.46
M1/ длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	13.0		
Современность				
C. a. alpinus	9	12.3—14.2	13.08	0.76
C. a. hesperius	9	12.2—13.9	13.08	0.50
M1/ длина паракона (*Lp*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	7.15		
Современность				
C. a. alpinus	9	6.7—7.9	7.19	0.40
C. a. hesperius	9	6.8—7.9	7.42	0.35
M1/ длина талона (*Lt*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	10.1		
Современность				
C. a. alpinus	9	8.4—10.5	9.13	0.57
C. a. hesperius	9	8.0—9.7	9.10	0.49
M1/ ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	14.25		
Современность				
C. a. alpinus	9	13.0—14.2	13.63	0.40
C. a. hesperius	9	13.3—14.6	13.79	0.44

Продолжение табл. 3

Промеры, мм	n	lim	x	σ
*M*1/ ширина талона (*Wt*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3, слой 3—4	1	6.65		
Современность				
C. a. alpinus	9	5.3—7.3	6.69	0.59
C. a. hesperius	9	6.9—7.6	7.22	0.24

Таблица 4. **Размеры нижних коренных Cuon alpinus**

Table 4. **Size of lower cheek teeth in Cuon alpinus**

Промеры, мм	n	lim	$\bar{x}$	σ
P/1 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	2	5.6, 5.65		
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	5.5, 5.7		
Современность				
C. a. alpinus	5	5.4—5.7	5.52	0.11
C. a. hesperius	10	4.9—5.6	5.28	0.23
C. a. primaevus	5	4.5—5.0	4.72	0.19
C. a. dukhunensis	3	4.2—5.3	4.87	
C. a. lepturus	2	4.8, 5.2		
C. a. infuscus	6	4.5—5.1	4.78	0.20
C. a. javanicus	2	3.9, 4.5		
P/1 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	2	3.6, 3.65		
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	3.5, 3.9		
Современность				
C. a. alpinus	5	3.3—5.8	4.24	1.25
C. a. hesperius	10	2.9—3.7	3.25	0.24
C. a. primaevus	5	3.1—3.3	3.18	0.08
C. a. dukhunensis	3	2.9—3.4	3.17	
C. a. lepturus	2	3.2, 3.3		
C. a. infuscus	6	3.0—3.4	3.26	0.15
C. a. javanicus	2	3.0, 3.0		
P/2 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	4	8.7—9.8	9.19	0.55
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	9.4, 9.5		
Современность				
C. a. alpinus	7	9.1—10.0	9.56	0.33
C. a. hesperius	10	8.0—9.4	8.69	0.45
C. a. primaevus	5	7.3—9.1	8.28	0.73
C. a. dukhunensis	3	7.1—8.5	7.87	
C. a. lepturus	2	7.9, 8.6		

Промеры, мм	n	lim	x̄	σ
C. a. infuscus	6	7.4—9.3	8.14	0.64
C. a. javanicus	2	7.8, 8.2		
P/2 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	5	4.7—5.2	5.02	0.17
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	4.6, 4.9		
Современность				
C. a. alpinus	7	4.5—4.8	4.63	0.11
C. a. hesperius	10	3.8—4.7	4.27	0.28
C. a. primaevus	5	3.9—4.4	4.16	0.23
C. a. dukhunensis	3	3.8—4.2	4.07	
C. a. lepturus	2	4.1, 4.3		
C. a. infuscus	6	3.8—4.1	3.98	0.12
C. a. javanicus	2	3.4, 4.2		
P/3 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	1	11.0		
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	10.4, 10.5		
Современность				
C. a. alpinus	6	10.5—11.3	10.73	0.30
C. a. hesperius	10	9.5—11.0	10.05	0.49
C. a. primaevus	5	9.0—10.7	9.72	0.77
C. a. dukhunensis	3	8.4—10.4	9.60	
C. a. lepturus	2	9.6, 10.0		
C. a. infuscus	6	9.1—9.8	9.45	0.27
C. a. javanicus	2	8.7, 9.3		
P/3 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	1	5.5		
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	5.0, 5.7		
Современность				
C. a. alpinus	6	4.7—5.0	4.85	0.10
C. a. hesperius	10	4.1—5.1	4.67	0.34
C. a. primaevus	5	4.3—4.9	4.52	0.23
C. a. dukhunensis	3	4.4—4.9	4.63	
C. a. lepturus	2	4.7, 5.0		
C. a. infuscus	6	4.2—5.2	4.60	0.34
C. a. javanicus	2	3.9, 4.4		
P/4 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	13.7—14.6	14.12	0.31
C. a. cf. *priscus*				
Араго	1	13.8		
Современность				
C. a. alpinus	7	13.2—14.5	13.67	0.41
C. a. hesperius	12	11.5—13.0	12.41	0.45
C. a. primaevus	5	11.3—12.9	12.04	0.76
C. a. dukhunensis	3	10.7—12.7	11.97	
C. a. lepturus	2	12.0, 12.5		
C. a. infuscus	6	11.2—12.6	12.09	0.55
C. a. javanicus	2	10.4, 11.3		

Промеры, мм	n	lim	x	σ
P/4 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	6.5—7.6	6.93	0.41
C. a. cf. *priscus*				
Араго	1	6.6		
Современность				
C. a. alpinus	7	6.3—6.6	6.46	0.10
C. a. hesperius	11	5.5—6.5	6.06	0.30
C. a. primaevus	5	5.7—6.3	6.00	0.22
C. a. dukhunensis	3	5.3—6.5	5.93	
C. a. lepturus	2	5.8, 6.5		
C. a. infuscus	6	5.3—6.5	5.89	0.40
C. a. javanicus	2	4.6, 5.4		
M/1 длина (*L*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	22.5—23.6	22.87	0.38
C. a. cf. *priscus*				
Араго	3	22.2—23.6	22.93	
Современность				
C. a. alpinus	7	22.5—23.7	22.93	0.40
C. a. hesperius	12	21.0—23.3	21.87	0.75
C. a. primaevus	5	19.9—23.4	21.64	1.48
C. a. dukhunensis	3	21.0—21.6	21.37	
C. a. lepturus	2	20.9, 22.3		
C. a. infuscus	6	20.3—22.4	21.22	0.79
C. a. javanicus	2	20.1, 20.3		
M/1 длина параконида (*Lpd*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	8.0—8.7	8.26	0.30
Современность				
C. a. alpinus	7	6.5—8.3	7.29	0.71
C. a. hesperius	12	6.5—8.8	7.65	0.75
C. a. primaevus	5	6.4—8.5	7.48	0.81
C. a. dukhunensis	3	7.0—7.4	7.23	
C. a. lepturus	2	7.5, 8.0		
C. a. infuscus	6	6.9—8.4	7.57	0.52
C. a. javanicus	2	6.3, 7.5		
M/1 длина талонида (*Ltd*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	6.3—6.9	6.60	0.18
Современность				
C. a. alpinus	7	5.8—6.9	6.47	0.33
C. a. hesperius	11	5.0—7.1	6.11	0.62
C. a. primaevus	5	5.0—5.9	5.50	0.38
C. a. dukhunensis	3	5.7—6.2	5.90	
C. a. lepturus	2	5.6, 5.8	5.70	
C. a. infuscus	6	5.7—6.6	6.03	0.30
C. a. javanicus	2	5.9, 6.0		
M/1 ширина (*W*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	8.7—9.3	9.02	0.24
C. a. cf. *priscus*				
Араго	3	8.8—9.1	8.90	

Промеры, мм	n	lim	x	σ
Современность				
C. a. alpinus	7	8.3—9.1	8.67	0.29
C. a. hesperius	12	7.7—9.1	8.58	0.39
C. a. primaevus	5	7.7—8.8	8.30	0.50
C. a. dukhunensis	3	7.7—8.4	8.07	
C. a. lepturus	2	8.1, 8.5		
C. a. infuscus	6	8.0—8.8	8.34	0.26
C. a. javanicus	2	7.8, 7.9		
M/1 ширина талонида (*Ltd*)				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	6	7.7—8.1	7.90	0.17
Современность				
C. a. alpinus	7	7.4—8.1	7.65	0.26
C. a. hesperius	11	6.6—8.1	7.45	0.40
C. a. primaevus	5	6.2—7.5	6.94	0.53
C. a. dukhunensis	3	6.4—7.5	6.93	
C. a. lepturus	2	7.0, 7.6		
C. a. infuscus	6	6.7—7.3	7.03	0.27
C. a. javanicus	2	6.4, 7.0		

Сходными с *C. a. caucasicus* размерами коренных зубов обладают *C. alpinus* cf. *priscus* из ашельской фауны грота Араго в южной Франции (см. табл. 4) и две нижних челюсти из среднего плейстоцена Испании (Атапурка), которые определены как *C. a. europaeus* (Cervera, 1992) По соотношению длины *P*/4 к длине *M*/1 экземпляры из Атапурки более похожи на *C. a. caucasicus*, чем на *C. a. europaeus*. Возможно, что красных волков из Араго и Атапурки следует отнести к подвиду *C. a. caucasicus*. В южной Европе данный таксон, в таком случае, характерен для позднего среднего плейстоцена, но в Закавказье он сохранялся дольше, почти до конца последнего оледенения.

У европейского подвида *C. a. europaeus* из позднего плейстоцена Чехии (Чертова Дыра, Сипка) и Бельгии (Шокье) премоляры по длине близки к *C. a. caucasicus*, но *M*/1 у него немного короче (Nehring, 1891; Cordy, 1983) Индексы длины *P*/2 и *P*/4 к длине *M*/1 у *C. a. caucasicus* близки к значениям индексов среднеплейстоценовых подвидов *C. a. fossilis* и *C. a. antiquus* (Йенчингкоу) и заметно меньше таковых у *C. a. europaeus* (Schütt, 1973) Для последнего подвида характерен относительно очень длинный *P*/4 (более 63% длины *M*/1), который выделяет его среди всех ископаемых и современных подвидов *C. alpinus* Палеарктики (табл. 5).

На *M*/1 *C. a. caucasicus* хорошо развит метаконид, который у современного *C. alpinus* в некоторых случаях редуцирован (см. рис. 2). Цингулид, идущий вдоль лингвального края талонида, часто заходит на задний край основания гипоконида (у современного *C. alpinus* обычно не заходит) Гипоконид крупный. Энтоконид отсутствует, но на его месте на цингулиде обычно имеется

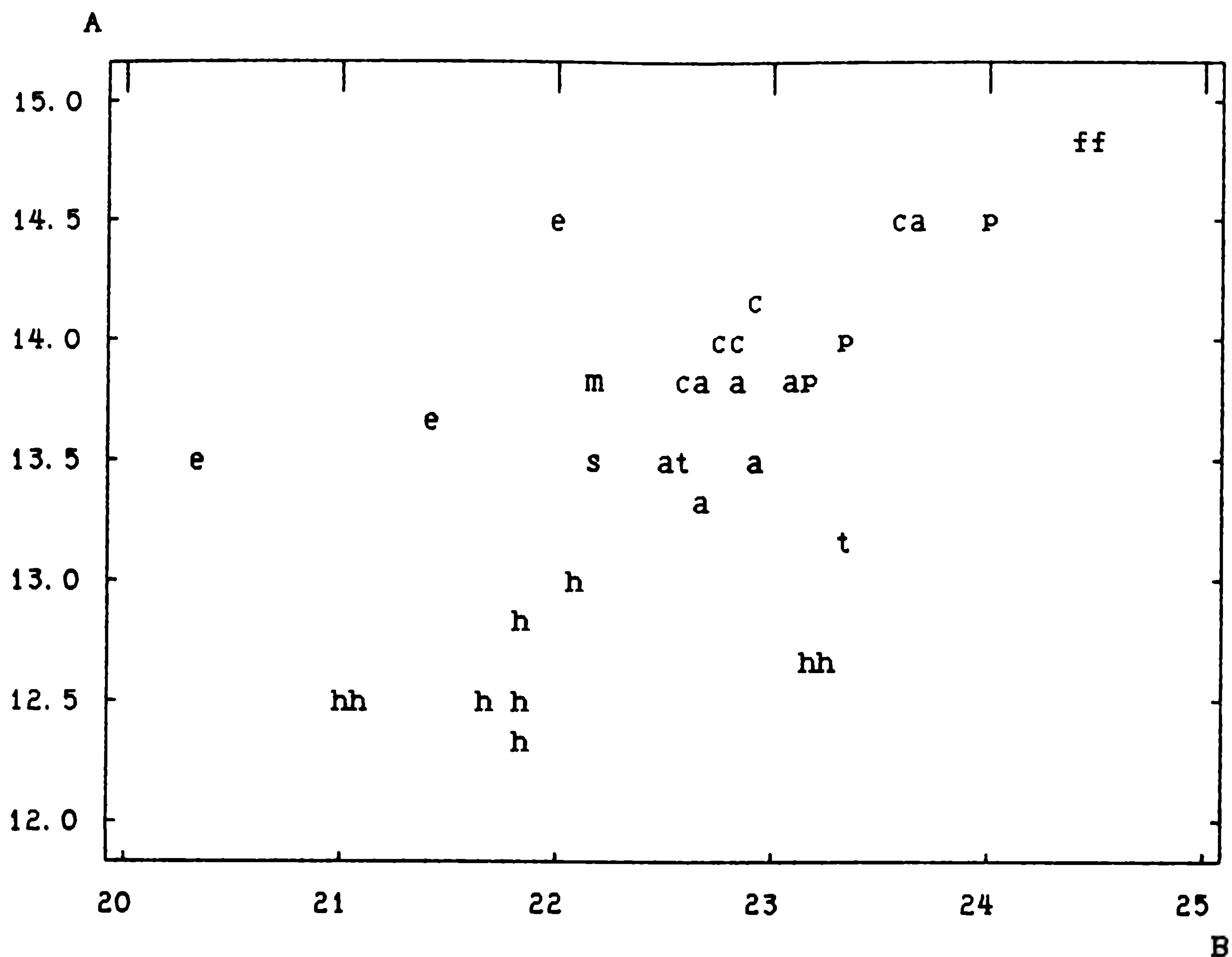


Рис. 3. Соотношение длины *P*/4 (*A*) и длины *M*/1 (*B*) у плейстоценовых и современных представителей рода *Cuon*

Плейстоцен: *c* — *C. a. caucasicus*, Кударо 1, 3; *e* — *C. a. europaeus*, Чертова Дыра, Сипка, Шокье; *f* — *C. a. fossilis*, Хеппенлох, Лунель-Вьель; *m* — *C. alpinus* cf. *priscus*, Араго; *p* — *C. priscus*, Хундсгейм, Мосбах, *s* — *C. a. europaeus*, Атапуэрка; *t* — *C. a. antiquus*, Пенчингкоу.
Современность: *a* — *C. a. alpinus*; *h* — *C. a. hesperius*

Fig. 3. Scatter diagramm of *P*/4 (*A*) and *M*/1 (*B*) lengths in Pleistocene and Recent forms of the genus *Cuon*

Pleistocene: *c* — *C. a. caucasicus*, Kudaro 1, 3, *e* — *C. a. europaeus*, Certova Dira, Sipka, Chokier; *f* — *C. a. fossilis*, Heppenloch, Lunel-Viel; *m* — *C. alpinus* cf. *priscus*, Arago; *p* — *C. priscus*, Hundsheim, Mosbach, *s* — *C. a. europaeus*, Atapuerca; *t* — *C. a. antiquus*, Yenchingkou
Recent: *a* — *C. a. alpinus*; *h* — *C. a. hesperius*

маленький бугорок (рудиментарный энтоконид?). Он характерен для *C. priscus*, имеется у *C. rosi* и присутствует на нижней челюсти *C. a. fossilis* из местонахождения Лунель—Вьель (Thenius, 1954; Bonifay, 1971; Pons Moya, Moya Sola, 1978). У современного *C. alpinus* этот бугорок почти всегда отсутствует. Нет его и на зубе *C. a. europaeus* из испанского местонахождения Атапурка (Trinchera—Galeria) (Cervera, 1992). На *M*/1 из пещеры Цона метаконид редуцирован, но размеры *M*/1 (*L*=22.1, *W*=9.0 мм) вполне типичны для *C. a. caucasicus* (Векуа и др., 1987).

Два фрагментарных *M*/1 из Матузки заметно мельче (*Wt*= 6.5, 7.1 мм), чем моляры *C. a. caucasicus*, и имеют продвинутые морфотипы (1a, 2b, 3b).

Соотношение примитивных (*a*) и продвинутых (*b*) вариантов

Таблица 5. **Длина нижних премоляров относительно длины *M*/1 (%)**

Table 5. **Length of lower premolares in % from length of M/1**

Таксоны и местонахождения	*P*/4	*P*/3	*P*/2
Средний плейстоцен			
Cuon priscus, Хундсгейм (Thenius, 1954)	59.1	45.7	39.2
	60.1	45.9	38.2
	60.4		
Мосбах (Schütt, 1973)	57.6	46.7	38.2
Петралона (Kurten, Poulianos, 1977)	45.0	38.5	
Cuon sp., Криппл Крик (Youngman, 1993)	57.5		
Cuon rosi, Виктория (Pons Moya, Moya Sola, 1978)	52.5		
C. alpinus fossilis, Хеппенлох (Adam, 1959)	60.4	45.3	40.4
Лунель—Вьель (Bonifay, 1971)	63.5		
C. alpinus cf. *priscus*, Араго (coll. Musee de l'Homme,	62.2	47.3	42.3
Paris)		45.2	41.3
C. alpinus antiquus, Йенчингкоу (Colbert, Hooijer,	62.6	41.7	37.4
1953)	60.0		40.0
	56.7	43.8	38.6
C. alpinus ssp. Чжоукоудянь, Lok. 1 (Pei, 1934)	56.8		
	56.3	46.7	
C. alpinus europaeus, Атапурка (Cervera, 1992)	60.8		
		50.7	47.1
Поздний плейстоцен			
C. alpinus caucasicus, Кударо 1, 3 (колл. ЗИН)	61.0	48.2	
	61.1		
	60.9		
	61.4		
			38.5
	61.0		
C. alpinus europaeus			
Марс де Венс, Приморские Альпы (Bourguignat, 1875)	67	50	43
Чертова дыра, Чехия (Woldrich, 1881)	66.5	50.8	44.3
Сипка, Чехия (Nehring, 1891)	65.9		
Офенбергер, Штейермарк (Schutt, 1973)	64.8	48.1	42.9
Шокье, Бельгия (Cordy, 1983)	63.5		
Современность			
C. alpinus alpinus			
Приморский край	58.1	48.0	43.2
	59.5	48.0	43.1
	60.1	46.5	40.3
	59.0	45.7	41.8
	61.2	44.3	42.2
	58.9	46.7	41.0
C. alpinus hesperius			
Тянь-Шань	59.0		39.0
	54.3	45.3	39.2
	56.4	45.4	
	59.2	45.5	37.9
	58.8		
Нань-Шань	51.8	42.8	39.6
Восточный Тибет	57.1	47.5	41.9
	54.4	43.9	37.6
	56.6	44.3	39.7

Таксоны и местонахождения	P/4	P/3	P/2
Сычуань	53.9	44.6	38.1
C. alpinus lepturus			
Южный Китай	56.2	44.9	38.4
	57.4	45.9	37.8
C. alpinus primaevus			
Непал	55.1	43.9	39.0
Сикки	54.7	44.4	38.0
	56.6	46.9	39.9
	54.6	43.0	37.5
Без местонахождения	57.3	46.2	36.7
C. alpinus dukhunensis			
Индия	50.9	40.0	33.8
	58.8	48.1	39.3
	58.1	46.5	46.5
C. alpinus infuscus			
Лаос	55.2	44.8	39.4
	55.1	44.0	37.1
	57.8	44.9	36.7
Вьетнам	58.5	44.8	34.9
Индокитай	59.5	45.4	40.5
Таиланд	55.8	43.3	41.5
C. alpinus javanicus			
Ява	51.7	43.3	38.8
	55.7	45.8	40.4

строения коронки *M/1* у *C. alpinus* показано на рис. 4. Наглядно видно, что для *C. a. caucasicus* характерно большее число архаичных морфотипов *M/1*, чем для современного красного волка и волка из грота Матузка.

M/2 в изученном материале отсутствует. Судя по его альвеоле, зуб имел слитые корни, с хорошо выраженной срединной бороздой в области их смыкания на буккальной стороне. Для *C. priscus* были характерны раздельные корни (Thenius, 1954). У ныне живущего *C. alpinus* взрослые особи имеют *M/2* со слитыми корнями, но на некоторых челюстях молодых животных корни разделены.

Череп. Из слоя 3—4 пещеры Кударо 1 происходит обломок затылочной части черепа. По наибольшей ширине в затылочных мыщелках (41.1 мм) и по высоте черепа (64.6 мм) данный экземпляр сходен с черепами современного *C. a. alpinus*.

Изучение серии из 5 нижних челюстей, найденных в слоях 3 и 4 Кударских пещер (рис. 5), показало, что кавказский красный волк не отличался по их строению от ныне живущего. Имеется альвеола *M/2*, *M/3* отсутствует Размеры челюстей и коренных зубов из разных мустьерских слоев варьируют незначительно (табл. 6). Небольшой обломок из слоя 3 в пешере Кударо 3 имеет высоту зубной кости перед *P/3* 21.0 мм, что обычно для *C. a. alpinus*.

Длина ряда коренных *P/1*—*M/1* такая же, как у *C. a. alpinus*,

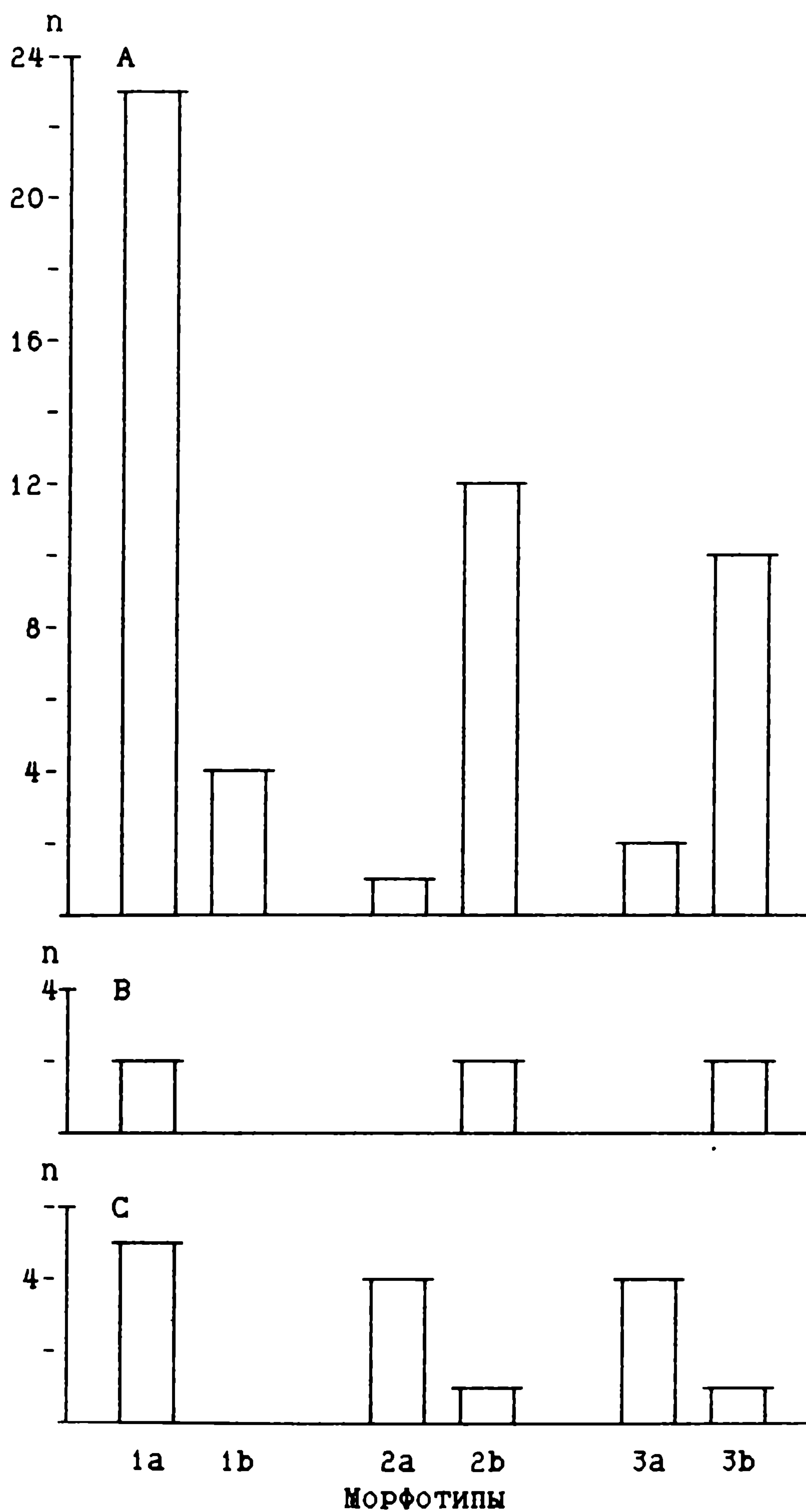


Рис. 4. Частота встречаемости морфотипов *M*/1 у плейстоценового и современного *Cuon alpinus*:

A *B* — поздний плейстоцен, Матузка; — поздний п. Кударо 1, 3

Fig. 4. Distribution of *M*/1 morphotypes in Pleistocene and Recent *Cuon alpinus*:

A Recent, *B* — Late Pleistocene, Matuzka; *C* — Late Pleistocene, Kudaro 1, 3



Рис. 5. Нижние челюсти *Cuon alpinus caucasicus* из пещеры Кударо 3
Слой 3–4, № 34344, правая (*вверху*); слой 4 № 34340, левая (*средний ряд, слева*); слой 3 4, № 34342, левая (*средний ряд, справа*); слой 3, № 31241 (голотип), правая (*внизу*)

Fig. 5. Lower jaws of *Cuon alpinus caucasicus* from Cave Kudaro 3
Layer 3—4, № 34344, right (*upper*); layer 4, № 34340, left (*middle row, left*); layer 3—4, № 34342, left (*middle row, righl*)* layer 3, № 31241 (holotype), right (*lower*)

и заметно больше, чем у других современных подвидов (табл. 7). Размеры альвеол *M/2* лежат в пределах их метрической изменчивости у *C. a. europaeus* и современного *C. a. alpinus*. Высота челюстей перед *M/1* несколько меньше, чем у *C. a. nischneudensis* и у *C. a. europaeus* (Bonifay, 1971)

Посткраниальный скелет. В материале из Кударских пещер представлены элементы всех отделов позвоночного столба, за исключением хвостового. Большинство ископаемых позвонков имеет несколько большие размеры, чем у современного *C. alpinus* (табл. 8), но по своей массивности они, скорее, соответствует крупному *C. alpinus*, чем мелкому *Canis lupus*. Особенно выделяются большой относительной величиной тела позвонков. Послед-

Таблица 6. **Размеры нижней челюсти Cuon alpinus caucasicus**

Table 6. **Size of mandible in Cuon alpinus caucasicus**

Промеры, мм	Кударо 3						Кударо 1
	слой 3	слой 3—4			слой 4		слой 3
	кол ЗИН						ЗИН
	31241 голотип	34344	34342	34341	34340	34338	34339
P/1—alv *M*/2 длина		68.3					
P/1—*M*/1 длина		61.4					65.1
P/2—*M*/1 длина				55.6			
P/3—*M*/1 длина	46.3			46.2			
P/4—*M*/1 длина	35.6	35.1	35.6		35.9		36.4
P/1—*P*/4 длина		40.4				43.2	
Высота перед *M*/1	22.7	23.7		21.7	25.7		
P/1 длина (*L*)		5.6					
ширина (*W*)		3.6					
P/2 длина (*L*)				8.7		9.8	
ширина (*W*)				4.7		5.1	
P/3 длина (*L*)	11.0						
ширина (*W*)	5.5						
P/4 длина (*L*)	13.9	14.0	13.7		14.0	14.6	14.4
ширина (*W*)	6.8	6.7	6.7		6.5	7.2	7.6
M/1 длина (*L*)	22.8	22.9	22.5		22.8		23.6
длина параконида (*Lpd*)	8.0	8.0	8.5		8.2		8.7
длина талонида (*Ltd*)	6.7	6.3	6.8		6.5		6.7
ширина (*W*)	9.3	8.9	9.2		8.7		9.1
ширина талонида (*Wtd*)	8.0	7.8	8.1		7.7		8.0
alv *M*/2 длина (*L*)	7.8	7.1	7.5				

Таблица 7. **Размеры нижней челюсти Cuon alpinus**

Table 7. **Size of mandible in Cuon alpinus**

Промеры, мм	*n*	lim	$\bar{x}$	σ
P/1—*M*/1, длина				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	2	61.4, 65.1		
Современность				
C. a. alpinus	7	60.7—67.2	63.61	2.40
C. a. hesperius	12	56.4—64.0	58.83	2.06
C. a. primaevus	5	53.1—60.5	57.48	2.93
C. a. dukhunensis	3	52.6—61.2	57.27	
C. a. lepturus	2	54.1, 54.3		
C. a. infuscus	6	53.5 59.3	56.64	1.91
C. a. javanicus	2	51.4, 54.0		
P/3—*M*/1, длина				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	2	46.2, 46.4		
Современность				
C. a. alpinus	7	44.9—48.4	46.37	1.25

Продолжение табл. 7

Промеры, мм	*n*	lim	$\bar{x}$	σ
C. a. hesperius	12	42.3—46.5	43.85	1.34
C. a. primaevus	5	39.7—45.7	42.92	2.38
C. a. dukhunensis	3	39.7—44.0	42.40	
C. a. dukhunensis	3	39.7—44.0	42.40	
C. a. lepturus	2	40.8, 42.9		
C. a. infuscus	6	40.9—44.0	42.32	1.32
C. a. javanicus	2	37.8, 40.2		
P/4—*M*/1, длина				
C. a. caucasicus				
Кударо 1, 3	5	35.1—36.4	35.71	0.49
C. a. cf. *priscus*				
Араго	2	35.3, 35.5		
Современность				
C. a. alpinus	7	34.0—36.3	34.94	0.73
C. a. hesperius	12	32.3—35.5	33.23	1.03
C. a. primaevus	5	30.5—34.8	32.58	1.75
C. a. dukhunensis	3	30.3—33.7	32.40	
C. a. lepturus	2	31.3, 32.7		
C. a. infuscus	6	30.6—33.4	31.93	1.21
C. a. javanicus	2	28.7, 31.0		
P/1—*P*/4, длина				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	2	40.4, 43.3		
C. a. cf. *priscus*				
Араго	1	41.9		
Современность				
C. a. alpinus	7	39.3—46.4	42.26	2.48
C. a. hesperius	12	35.3—42.3	38.12	2.09
C. a. primaevus	5	34.3—39.3	37.30	1.87
C. a. dukhunensis	3	33.0—40.5	37.03	
C. a. lepturus	2	34.2, 34.8		
C. a. infuscus	6	34.5—38.8	36.72	1.52
C. a. javanicus	2	32.8, 34.5		
Высота перед *M*/1				
C. a. caucasicus				
Кударо 3	4	21.7—25.7	23.46	1.70
C. a. nischneudensis				
нижнеудинская пещера	1	27.2		
Современность				
C. a. alpinus	7	22.3—26.8	24.16	1.82
C. a. lepturus	2	18.0, 21.9		
C. a. primaevus	5	18.5—21.2	20.14	1.21
C. a. dukhunensis	3	19.4—21.0	20.23	
C. a. hesperius	11	19.9—22.5	21.64	0.81
C. a. infuscus	6	18.5—21.5	20.12	1.36
C. a. javanicus	2	16.1, 19.1		

Таблица 8. **Размеры позвонков Cuon alpinus**

Table 8. **Size of vertebrae in Cuon alpinus**

Позвонки	Слой	Промеры, мм								
Atlas		*GB*	*GL*			*BFcr*	*BFcd*	*LAd*		*H*
Кударо 1	3—4	ca 74	39.5			41.4	34.0	20.7		31.0
C. a. hesperius		73.8	36.8			39.5	31.1	15.2		27.8
C. a. alpinus		80.7	39.8			39.6	31.7	20.3		30.0
Axis		*LCDe*	*LAPa*	*SBV*	*BRacd*	*BFcr*	*BFcd*			*H*
Кударо 3	4	56.1	60.6	28.9	40.7	35.9	23.1			45.9
	»		57.5	26.2	33.7	34.0	19.0			ca 42
	3	59.1		26.2	32.0	33.5	19.8			43.1
	»		58.9	21.5	34.6	32.0	20.0			ca 43
	»			21.0			22.2			
C. a. alpinus		55.5	54.8	22.5	31.7	28.7	18.2			39.5
Cervicales 4		*PL*	*GLPa*		*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	*H*
Кударо 3	4	26.9	44.3		31.3	18.7	19.3	12.5	17.8	32.6
C. a. hesperius		22.0	35.9		30.7	13.2	15.9	8.8	12.3	26.0
C. a. alpinus		25.7	44.0		34.4	15.3	17.4	10.1	14.7	31.2
Cervicales 6		*PL*	*CLPa*	*BPacr*	*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	*H*
Кударо 3	4	22.7	33.1	36.3	32.0	14.6		15.1	18.6	37.0
Кударо 1	3	23.0	32.8	35.7	31.2	15.3	19.4	14.3	17.8	37.0
C. a. hesperius		18.7	28.8	30.8	29.5	12.7	15.1	10.6	12.4	36.0
C. a. alpinus		22.6	32.0	33.0	30.7	13.5	16.7	11.5	14.3	37.3
Cervicales 7		*PL*	*GLPa*	*BPacr*	*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	*H*
Кударо 3	3	23.1	32.5	34.4	29.9	16.2	20.5	16.0	16.2	48.3
	3—4	22.0	31.7	31.7	28.3	15.7	20.4	16.1	16.2	
C. a. hesperius		19.2	28.8	30.3	27.0	13.5	17.0	11.8	11.7	48.5
C. a. alpinus		22.0	33.2	31.3	27.9	14.7	17.0	13.2	14.4	51.2
Thoracales 2		*PL*				*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3	22.4				28.0	28.4	15.1	15.1	
C. a. hesperius		17.2				22.8	24.6	10.9	11.0	
C. a. alpinus		20.2				24.9	25.0	12.7	13.7	

Продолжение табл. 8

Позвонки*	Слой	Промеры, мм								
Thoracales 3		*PL*				*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3—4	19.3				25.2	26.1	12.5	13.3	
C. a. hesperius		17.0				21.3		11.0	11.1	
C. a. alpinus		20.0				24.1	26.2	12.2	14.2	
Thoracales 4		*PL*				*BFcr*		*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3—4	19.9				26.0		14.3	16.1	
C. a. hesperius		17.5				20.0	23.0	11.2	13.4	
C. a. alpinus		19.8				22.6	24.7	12.7	15.2	
Thoracales 6		*PL*				*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3	21.5				22.1	28.3	14.0	17.6	
C. a. hesperius		17.8				18.7	22.5	11.6	13.0	
C. a. alpinus		20.4				19.8	22.8	13.7	15.1	
Thoracales 10		*PL*				*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	4	23.7					24.8	14.4	15.6	
	3	24.1				21.8	27.2	14.4	15.5	
C. a. hesperius		20.9				18.5	21.7	11.4	11.8	
C. a. alpinus		23.7				19.8	22.2	12.7	13.5	
Thoracales 13		*PL*				*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3	28.0				26.6	26.1	17.5	16.6	
C. a. hesperius		24.0				21.8	21.2	13.4	12.7	
C. a. alpinus		28.7				23.9	22.9	14.1	14.7	
Lumbales 1		*PL*	*GLPa*		*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	*H*
Кударо 3	3	27.0	37.9		14.5	21.7	23.0	16.1	15.4	41.6
C. a. hesperius		26.2	37.2		12.5	19.7	21.2	13.7	12.9	39.6
C. a. alpinus		31.0	42.8		13.0	22.1	24.0	15.9	14.9	46.4
Lumbales 4		*PL*	*GLPa*	*BPacr*		*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	6	33.7	42.6	20.7		23.1	24.1	17.4	16.4	
C. a. hesperius		28.7	39.3	19.9		19.5	21.0	14.3	13.3	
C. a. alpinus		34.5	45.6	21.4		21.8	24.6	16.9	15.5	

Lumbales 5		*PL*	*GLPa*	*BPacr*	*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3	33.7	44.1	26.9	17.5	25.3	27.3	18.6	17.5	
C. a. hesperius		29.9	40.7	21.5	16.0	19.9	21.4	14.5	13.6	
C. a. alpinus		35.5	44.7	23.8	14.5	22.0	24.8	16.6	15.6	
Lumbales 6		*PL*	*GLPa*	*BPacr*	*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	*H*
Кударо 3	3	34.2	45.0	26.8	20.4	25.6	29.7	17.8	16.9	46.8
C. a. hesperius		30.0	39.5	23.7	15.8	19.6	22.5	13.9	13.6	43.3
C. a. alpinus		35.5	44.3	22.8	18.7	21.7	25.0	16.0	15.8	51.2
Lumbales 7		*PL*	*CLPa*	*BPacr*	*BPacd*	*BFcr*	*BFcd*	*HFcr*	*HFcd*	
Кударо 3	3	28.4	37.0	28.5	30.1	27.2	28.9	17.4	15.2	
C. a. hesperius		27.3	34.3	23.8	26.8	20.7	23.9	13.7	12.8	
C. a. alpinus		31.4	39.0	24.0	27.2	22.8	26.4	16.1	15.1	
Sacrum				*GB*		*BFcr*		*HFcr*		
Кударо 3	3			47.0		27.8		13.8		
	3—4			43.8		28.0		13.5		
C. a. hesperius				39.6		25.4		11.8		
C. a. alpinus				44.9		27.0		13.2		

ние поясничные позвонки (Lumbales 5—7) несколько укорочены. Строение атланта (маленькая foramen transversarium) и эпистрофея (расширенный в переднем отделе processus spinosus) вполне характерно для рода *Cuon*.

Атлант из грота Матузка (слой 5б, сборы 1988 г.; промеры, мм: *CL*=34.2, *BFcr*=38.8, *BFcd*=31.4, *LAd*=19.2, *H*=29.3) несколько мельче образца из пещеры Кударо 1.

Кости конечностей (особенно элементы дистальных отделов конечностей) более короткие, чем у *Canis lupus*. Большинство образцов из Кударских пещер по размерам превосходит аналогичные кости у изученных скелетов современного *Cuon alpinus* (табл. 9, 10). Особенно выделяются большой массивностью и величиной экземпляры из слоя 3 пещеры Кударо 3. Можно предположить, что это связано с увеличением размеров тела у *C. a. caucasicus* в холодную эпоху последнего ледниковья, когда формировался слой 3 (Любин, 1989).

У *C. a. europaeus*, судя по длине большой бедренной кости из грота Обсерватория в Монако (Boule, Villeneuve, 1927), размеры трубчатых костей были несколько меньше. Более короткими были и его метакарпальные кости (Del Campana, 1954).

Таблица 9. **Размеры костей передней конечности Cuon alpinus**

Table 9. **Size of bones from the forelimb in Cuon alpinus**

Кости	Слой	Промеры, мм					
Scapula			*SLC*	*GLP*	*BG*		
Кударо 3	3			30.5	21.0		
	»		29.1	34.7	22.2		
	3—4		27.2	34.2	20.9		
C. a. alpinus			24.2	31.3	19.1		
C. a. hesperius			21.4	27.9	17.0		
Humerus		*CL*	*Bp*	*Dp*	*SD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	3				14.6	34.9	28.1
	»					33.9	26.5
	»		31.9	46.6			
	3—4	196.0	34.6	50.7	15.1	37.3	30.0
		198.0	34.7	50.8	15.4	37.4	29.9
					15.3	35.8	28.7
C. a. alpinus		183.8	31.4	43.2	14.2	35.7	27.5
C. a. hesperius		164.8	27.7	39.3	12.0	31.7	24.2
Radius			*Bp*	*Dp*		*Bd*	*Dd*
Кударо 3	4					28.5	15.8
	3		20.3	13.5		28.0	15.2
	3—4		20.3	13.2			
	2		20.5	13.6			
C. a. alpinus			18.5	12.7		26.0	14.4
C. a. hesperius			16.9	11.3		24.1	13.5
Ulna		*CL*	*DPA*	*SDO*	*BPC*		
Кударо 3	4		28.7	24.5	18.9		
	3		34.0	29.5	21.5		
	»		33.6	28.6	21.7		

Кости	Слой	Промеры, мм						
			30.3	26.5	17.0			
	3—4		26.1		15.0			
	2		28.8		18.5			
Кударо 1	4 -5	206.0	32.1	27.7	17.9			
	4				21.0			
C. a. alpinus		201.6	26.0	22.7	18.8			
C. a. hesperius		175.0	23.0	20.1	17.2			
Os pisiforme		*GL*						
Кударо 3	4	22.0						
C. a. alpinus		18.2						
C. a. hesperius		17.0						
Metacarpus 2		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	4	69.5	9.9	12.0	8.0	6.2	11.9	9.7
	3	74.4	10.8	15.1	9.0	7.2	13.2	12.4
C. a. alpinus		62.1	9.0	11.3	7.8	6.3	9.8	9.1
C. a. hesperius		57.6	8.2	10.2	7.3	5.7	9.8	8.6
Metacarpus 3			*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	3		10.1	12.9	7.9	7.2	11.4	11.1
C. a. alpinus			8.9	12.3	7.5	6.4	10.1	10.2
C. a. hesperius			9.5	11.4	7.0	5.7	9.7	9.7
Metacarpus 4		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	6		8.5	13.7				
	4	77.1	8.4	12.0	7.9	6.6	10.4	10.8
C. a. alpinus		72.0	8.5	11.8	7.3	6.5	9.7	10.8
C. a. hesperius		65.6	7.7	10.6	7.6	5.8	9.0	9.7
Metacarpus 5		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	3	60.7	12.0	12.5	8.4	6.8	11.7	10.5
	3—4	61.8	12.9	12.7	8.5	6.9	12.4	10.3
C. a. alpinus		59.5	11.7	10.9	8.1	5.8	11.1	9.5
C. a. hesperius		53.5	10.3	10.8	7.0	5.2	10.0	8.9

Таблица 10. **Размеры костей задней конечности Cuon alpinus**

Table 10. **Size of bones from the hindlimb in Cuon alpinus**

Кости	Слой	Промеры, мм					
Pelvis			*LA*	*SH*	*SB*		
Кударо 3	3		24.5				
	»		23.8	23.3	9.7		
	3—4			24.2	10.6		
C. a. alpinus			25.7	23.1	9.7		
C. a. hesperius			22.2	19.8	8.6		
Femur			*Bp*	*DC*	*SD*		
Кударо 3	3		48.7	22.7			
	»			21.7	15.2		
C. a. alpinus			44.4	21.0	14.7		
C. a. hesperi			37.3	18.0	12.9		
Patella		*GL*	*GB*				
Кударо 3	3	19.2	13.1				
Tibia		*GL*	*Bp*	*Dp*	*Sd*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	4					26.3	19.3
	3		42.7				

Кости	Слой	Промеры, мм						
	3—4	217.6		47.1	15.8		27.8	19.4
	»						28.2	19.6
Кударо 1	3						25.4	17.4
C. a. alpinus		204.8	38.5	42.0	14.4		26.6	17.4
C. a. hesperius		179.8	34.4	36.8	13.0		24.1	16.4
Fibula							Bd	
Кударо 3	3						16.0	
C. a. alpinus							12.9	
C. a. hesperius							11.5	
Talus		*GL*	*GB*					
Кударо 3	3	31.9	29.4					
	»	30.2	28.2					
	»	29.0	26.9					
	»	31.5	29.3					
C. a. alpinus		28.7	26.1					
C. a. hesperius		26.9	25.4					
Calcaneus		*GL*	*GB*					
Кударо 3	4	47.6	20.6					
	3	50.9	21.7					
	»	52.4	22.8					
	»	55.2	22.6					
	3—4	55.6	24.3					
	2—3		23.2					
Кударо 1	3	51.0	20.8					
C. a. alpinus		50.1	21.2					
C. a. hesperius		46.4	21.2					
Os tarsi centrale		*GL*	*GB*	*GD*				
Кударо 3	3	10.4	20.0	14.2				
	»	10.3	18.9	14.6				
	»	10.8	20.9	15.1				
	2—3	11.0	20.9	15.5				
C. a. alpinus		10.0	17.8	13.2				
C. a. hesperius		8.9	16.7	13.2				
Metatarsus 2		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	5		10.0					
	4		10.0	14.9	8.9	7.3		
	3	77.0	8.5	15.3	7.9	6.9	11.3	10.3
	»		8.8					
	»	79.5	10.1	14.1	8.5	7.5	12.6	10.5
	»	85.9	11.2	17.4	9.1	8.2	13.0	12.6
C. a. alpinus		76.1	8.7	13.5	7.3	6.6	10.9	9.7
C. a. hesperius		69.4	7.9	11.7	7.0	5.3	10.2	8.8
Metatarsus 3		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	3		11.0	12.4				
	»	89.3	11.8	17.0	8.9	6.5	11.6	11.8
	3—4		12.1	16.8	9.4	6.5		
	2—3		12.3	16.9	9.2	6.7		
C. a. alpinus		85.0	11.3	15.7	8.3	6.7	10.4	10.9
C. a. hesperius		76.7	10.7	13.3	7.3	5.3	9.7	10.0
Metatarsus 4		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	4	87.3	11.3	14.7	8.6	7.4	10.8	10.9
	»	85.0	9.6	13.2	8.0	6.5	10.0	10.7
	3	87.3	12.0	14.9	9.1	7.5	11.5	11.9
	3—4		10.3	14.7			11.0	10.9

Кости	Слой	Промеры, мм						
C. a. alpinus		87.6	10.7	13.4	8.0	6.8	9.7	10.8
C. a. hesperius		78.0	10.0	11.6	6.9	6.0	8.8	9.9
Metatarsus 5		*GL*	*Bp*	*Dp*	*BD*	*DD*	*Bd*	*Dd*
Кударо 3	4	76.7	9.8		8.2	6.0	10.1	8.9
	»		10.7	12.5				
	3	74.3	12.1	13.0	7.7	6.1	11.4	9.8
	»	75.9	12.6	13.7	7.3	5.9	11.1	10.4
	3—4	75.6	10.7	12.5	7.7	6.1	11.3	9.8
		78.2	11.1	14.5	8.7	6.7	11.9	10.0
		81.7	11.4	12.9	7.9	6.2	11.3	10.3
C. a. alpinus		78.3	10.3	12.5	7.5	5.7	10.4	9.5
C. a. hesperius		71.1	8.1	10.6	6.3	4.8	9.3	8.5

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древнейшие остатки *C. alpinus* найдены на Кавказе в ашельских слоях 5—6 пещеры Кударо 3, которые датируются второй половиной среднего плейстоцена (Любин, 1993). Подвидовое определение ашельской формы невозможно из-за отсутствия в материале зубов.

Распределение остатков красного волка внутри мустьерских отложений Кударских пещер показало, что на уровнях теплых эпох позднего плейстоцена (низы слоя 4) они редки, но становятся вполне обычными в слое 3. В это время, судя по палинологическим и палеофаунистическим данным, пещеры располагались у верхней границы лесной зоны (Любин, 1989). Кавказский красный волк (*C. a. caucasicus*) был, очевидно, характерным обитателем верхнего лесного пояса и альпийского высокогорья.

Промеры костей конечностей и позвонков свидетельствуют о том, что плейстоценовый *C. a. caucasicus* был крупнее современных подвидов и обладал мощным массивным туловищем. Он, скорее всего, не был способен к быстрому бегу, но был очень выносливым и сильным хищником. В строении зубной системы присутствуют архаичные признаки, отличающие кавказский подвид как от современных подвидов, так и от одновозрастного ему *C. a. europaeus* из позднего плейстоцена Европы.

Ныне живущие красные волки держатся стаями, группами охотятся за копытными и вынуждены довольно часто менять свои охотничьи угодья (Гептнер и др., 1967). Этим объясняются их далекие перемещения вне периода размножения и нерегулярность встреч в разных районах. Очевидно, что и плейстоценовые волки вели сходный образ жизни. Отсутствие или редкость захоронения в пещерах Европы и Кавказа детенышей *C. alpinus* согласуется с тем, что чаще всего ископаемые остатки красных волков попадали в пещерные полости в периоды широких кочевок зверей.

Подвиды современного *C. alpinus* имеют весьма обширные ареалы. Еще более широким ареалом обладал, очевидно, плейстоценовый подвид *C. a. europaeus*. Его область обитания охватывала не только пригодные для обитания области Европы, но и, возможно, также часть Сибири. Во всяком случае, по мнению Слодкевича (1932), *C. a. nishneudensis* из плейстоцена Иркутской области является младшим синонимом *C. a. europaeus*. По высоте зубной кости и длине *P*/4 (около 14.7 мм у образца из Нижнеудинской пещеры) обе формы действительно весьма сходны и стоят ближе друг к другу, чем каждая из них к *C. a. caucasicus*.

Размеры коренных зубов у современного *C. alpinus* из разных точек его ареала не показывают значительных метрических различий. Выделяются лишь мелкий островной подвид *C. a. javanicus* (Desmarest, 1829) с о. Ява и наиболее крупный номинативный подвид *C. a. alpinus*, обладающий к тому же длинными первыми нижними премолярами *P*/1 и *P*/2 (см. табл. 4). Различия в размерах и пропорциях зубов между *C. a. europaeus* и *C. a. caucasicus* значительно более значимые, и подвидовой статус плейстоценового красного волка Кавказа не вызывает сомнений. По морфологии и соотношению размеров нижних коренных зубов он более похож не на *C. a. europaeus*, как это указывалось при первоописании (Барышников, 1978), но на волков из среднего плейстоцена Европы.

Примитивные черты *C. a. caucasicus* подтверждают ранее высказанную гипотезу (Baryshnikov, 1989) о том, что Западное Закавказье было в позднем плейстоцене рефугиумом, в котором длительное время сохранялись архаичные подвиды плейстоценовых млекопитающих — *Hystrix vinogradovi kudarensis, Prometheomys schaposchnikovi kudarensis, Spelearctus deningeri kudarensis*.

Исследование мелкого *C. alpinus*, найденного в пещере Матузка на Северном Кавказе, показало отсутствие у него в строении талонидного комплекса *M*/1 архаичных признаков. В настоящее время неясно документирует ли данная находка проникновение европейского подвида *C. a. europaeus* на Северный Кавказ с Русской равнины вместе с другими видами бореальной фауны (*Mammuthus primigenius, Rangifer tarandus, Megaloceros giganteus, Bison priscus*), или же это лишь вариант изменчивости *C. a. caucasicus*, как предполагалось ранее (Барышников, Голованова, 1989).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен А. О. Аверьянову и О. Р Потаповой (ЗИН) за просмотр рукописи и сделанные замечания. Содействие в работе с коллекциями мне оказали И. Я. Павлинов (Зоологический музей МГУ), Dr. Melinda Zeder (Smithsonian Institution, Washington), Melissa Morales (Field Museum of Natural History, Chicago), Dr Vera Eisenmann (National Museum d'Histoire Naturelle, Paris), Dr. Adam Stanczak (Naturhistoriska Riksmuseum, Stockholm), Dr. Anne-Marie Moigne (Museé de l'Homme, Paris).

За помощь в получении необходимой литературы я благодарен Dr. V Eisenmann (Laboratoire de Paleontologie, Paris), Dr F. David (Laboratoire d'Ethnologie Prehistorique, Paris), Drs. A. Forsten и M. Fortelius (Finnish Museum of Natural History, Helsinki), Dr. J. Hoffecker (Argonne National Laboratory, USA), Dr. J. Agusti (Institut de Paleontologia "M. Crusafont" Sabadell) и Dr. A. Hufthammer (Zoologisk Museum, University of Bergen) Рисунки в тексте выполнены А. О. Аверьяновым, фотоработы — Г А. Апоновичем (ЛАФОКИ РАН).

ЛИТЕРАТУРА

Барышников Г Ф. Красные волки Кавказа // Труды Зоол. ин-та РАН, 1978. Т. 79. С. 79—84.

Барышников Г Ф., Голованова Л. В. Млекопитающие мустьерской стоянки Матузка на Кубанском Кавказе // Труды Зоол. ин-та РАН, 1989. Т. 198. С. 3—55.

Векуа А. К., Габелая Ц. Д., Мусхелишвили А. Т., Мамацашвили Н. С. К изучению палеолитической фауны позвоночных пещеры Цона // Пещеры Грузии, 1987 № 11. С. 92—100.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны.— М.- Л., 1959. 704 с.

Гептнер В. Г Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г Млекопитающие Советского Союза. Т 2. Морские коровы и хищные.— М., 1967 1004 с.

Любин В. П. Палеолит Кавказа // Палеолит Кавказа и Северной Азии.— (ред. Борисковский П. И.).— Л., 1989. С. 7—142.

Любин В. П. Хроностратиграфия палеолита Кавказа // Росс. археол., 1993, № 2. С. 5—14.

Слодкевич В. С. Остатки Cuon из четвертичных отложений Нижнеудинской пещеры // Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, 1932. Т. 2. С. 277—282.

Adam K. D. Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg) // Stuttgarter Beiträge Naturkunde, 1959. Bd 27. S. 1—46.

Argant A. Carnivores quaternaires de Bourgogne // Docum. Lab. Géol. Lyon, 1991. N 115. 301 p.

Baryshnikov G. Les mammiferes du Paleolithique inferieur du Caucase // L'Anthropologie (Paris), 1989. T 93. P. 813—830.

Bonifay M.-F. Carnivores quaternaires du sud-est de la France // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris, 1971. T. 21. P. 43—377 + 27 Pl.

Boule M., Villeneuve L. de. La grotte de l'Observatoire a Monaco // Arch. Instit. Paléontol. humaine, 1927. Mém. 1. P 1—115.

Cervera J. Neuvos hallazgos de carnivoros en el complejo de yacimientos mesopleistocenos de la Sierra de Atapuerca, Burgos // Revista Españ. Paleontol. Extra, 1992. P. 21—27

Colbert E. H., Hoojer D. A. Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechwan, China // Bull. Amer. Nat. Hist., 1953. Vol. 102. N 1. P. 1—134+40 Pl.

Cordy J.-M. Découverte de Cuon alpinus europaeus Bourguignat dans le Quaternaire de Belgique // Mém. Soc. Prehist. France, 1983. T. 16. P. 49—53.

Del Campana D. Carnivori quaternari della Tecchia e della Caverna di Equi nelle Alpi Apuane (Mustelidi, Canidi, Felidi) // Palaeontographia Italica, 1954. Vol. 44. P 1—42 + 8 Tav.

Hoffecker J., Baryshnikov G., Potapova O. Vertebrate remains from the Mousterian site of Ilskaya 1 (Northern Caucasus, USSR): New analysys and interpretation // Journ. Archaeol. Sci., 1991. Vol. 18. P. 113—147.

Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe.— London: Weidenfeld and Nicolson, 1968. 317 pp.

Kurtén B., Andersen E. Pleistocene mammals of North America.— New York: Columbia University Press, 1980. 442 pp.

Kurtén B., Poulianos A. New stratigraphic and faunal material from Petralona Cave with special reference to the Carnivora // Anthropos, 1977 T. 4. N 1—2. P. 47—130.

Nehring A. Diluviale Reste von Cuon, Ovis, Saiga, Ibex und Rupicapra aus Mahren // Neues Jb. Mineral. Geol. Paläontol. Stuttgart, 1891. Bd 2. S. 107—155 + 3 Pl.

Pons Moya J., Moyá Solá S. La fauna de Carnivoros del Pleistoceno medio (Mindel) de la cueva Victoria (Cartagena, España) // Acta Geol. Hispánica, 1978. T 13. N 2. P 54—58 + 1 Pl.

Schütt G. Fossil mammals of Java. V Pleistozäne Caniden (Carnivora, Mammalia) aus Java // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., 1973. T 76. N 5. S. 446—471.

Thenius E. Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreih) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung Cuon // Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh. Stuttgart, 1954. Bd 99. Hf 2. S. 230—286.

von den Driesch A. A giude to the measurement of animal bones from archaeological sites // Peabody Mus. Bull., 1976. N 1. 136 pp.

Youngman Ph. The Pleistocene small carnivores of eastern Beringia // Canad. Field Naturalist, 1993. Vol. 107. N 2. P. 139—163.

Summary

G. F. Baryshnikov

PLEISTOCENE DHOLE, CUON ALPINUS (CARNIVORA, CANIDAE) FROM PALEOLITHIC SITES OF THE GREATER CAUCASUS

Late Pleistocene remains of *Cuon alpinus* are known in the Greater Caucasus mostly from Mousterian layers of the cave Paleolithic sites located more than 750 m above sea level. The large subspecies *C. alpinus caucasicus* was found in Transcaucasia (caves Kudaro 1, Kudaro 3, Tsona, Kepshinskaya). A smaller form of obscure subspecies status inhabited the Northern Caucasia (Matuzka Cave, open-air site Ilskaya 1). In morphology and relative length of the lower molars *C. a. caucasicus* resembled dholes of the Middle Pleistocene of Eurasia (*C. priscus, C. rosi, C. alpinus fossilis, C. a. antiquus*) and Alaska (*Cuon* sp.) rather than subspecies *C. a. europaeus* from the Late Pleistocene of Europe. The primitive type of dentition of *C. a. caucasicus* conforms with the idea that mountain forests of Western Transcaucasia had during the second half of the Pleistocene the role of refugium.

ISSN 0206—0477 **ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**

СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 569.325+551.79

А. О. Аверьянов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЙ ЗАЯЦ, LEPUS TANAITICUS (LAGOMORPHA, LEPORIDAE) СИБИРИ

Из позднепалеолитических слоев стоянок Афонтова гора 2, Бирюса, Бугач, Коровий лог 2 (Красноярский край), Дюктай, Берелех (Якутия) и позднеплейстоценовых отложений едомной свиты (зырянское время) побережья Восточно-Сибирского моря и о. Большой Ляховский и сартанских отложений р. Адыча и р. Алдан изучены остатки зайцев (всего 976 костей), отнесенные к *Lepus tanaiticus*. По материалам из местонахождений Берелех, Дюктай, р. Алдан и р. Адыча описан новый подвид *L. tanaiticus vereschagini* spp. n. Зайцы из приенисейских стоянок принадлежат, видимо, к другому подвиду, к которому могут относиться и остатки зайца из грота Бобылек на Южном Урале (конец плейстоцена и голоцен). Остатки *L. tanaiticus* из зырянских отложений о. Большого Ляховского и побережья Восточно-Сибирского моря до подвида не определены.

Ископаемые остатки зайцев довольно многочисленны на некоторых палеолитических стоянках Сибири: Афонтова гора 2, Бирюса, Кокорево 1, 2 и 3, Новоселово 6 и 7, Таштык, Красный Яр, грот Дюктай, Берелех (Громов, 1948; Мочанов, 1977; Абрамова, 1978, 1979; Абрамова и др., 1991) и гораздо реже встречаются в местонахождениях естественного происхождения: о. Большой Ляховский, р. Алдан (Черский, 1891; Романовский, 1961; Вангенгейм, 1961, 1977). На стоянке Бирюса кости зайцев образовали целый прослой в VI раскопе (Громов, 1948), многочисленны они и на стоянке Кокорево 1 (более 1000 остатков: Абрамова, 1979). Для стоянки Афонтова гора 2 указывалось даже около 10 000 определимых костей зайцев (Громов, 1932). Сравнительно большой материал по плейстоценовым зайцам Сибири позволяет ставить и решать вопросы их внутривидовой изменчивости и систематики. Однако изучение плейстоценовых зайцев Сибири до сих пор было ограничено, в лучшем случае, определением их видовой принадлежности (к *Lepus timidus* L., 1758 у ранних авторов, либо к *Lepus tanaiticus* Gureev, 1964 у немногих современных

авторов) и упоминанием в фаунистических списках палеолитических стоянок. Важный для понимания происхождения и ранних этапов эволюции *L. tanaiticus* материал из олерской свиты (поздний плиоцен — ранний плейстоцен) Колымской низменности (Шер, 1971; Шер и др., 1977; Лазарев, Томская, 1987) остается неизученным. Описание без промеров и изображения нескольких зубов (в том числе одного *P*/3) зайцев из среднеплейстоценовых отложений Мамонтовой горы на р. Алдан (Агаджанян, 1972) не позволяют судить об их систематической принадлежности. Лишь в работах Верещагина (1977 и др.) высказываются соображения о родственных связях плейстоценовых беляков с современными и делается попытка выяснить адаптивное значение морфологических особенностей *L. tanaiticus*.

В данной работе излагаются результаты изучения внутривидовой изменчивости и систематики плейстоценовых зайцев Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные ископаемые остатки *L. tanaiticus* и черепа современных зайцев хранятся в следующих учреждениях:

ГИН — Геологический институт Российской Академии наук, Москва.

ЗИН — Зоологический институт Российской Академии наук, Санкт-Петербург.

ЗММУ — Научно-исследовательский зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Москва.

ИЭРЖ — Институт экологии растений и животных Уральского филиала Российской Академии наук, Екатеринбург.

NRM — Naturhistoriska Riksmuseet, Стокгольм, Швеция.

Изучены сборы из следующих местонахождений Сибири:

Р Кондратьева. Отложения едомной свиты на побережье Восточно-Сибирского моря между м. Святой Нос и п-овом Меркушина стрелка. Якутия. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен, зырянское оледенение. Материал: 2 *I*1/, 1 нижнечелюстная кость, 2 *P*/3, 81 посткраниальная кость. Сборы М. В. Саблина и О. Р Потаповой.

Большой Ляховский остров. Отложения едомной свиты? на побережье. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен, зырянское оледенение. Материал: 211 посткраниальных костей. Сборы А. А. Бунге (Черский, 1891; Романовский, 1961)

Р. Адыча. Приток р. Яна, Якутия. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен. Материал: 1 нижнечелюстная кость (без *P*/3). Сборы А. А. Бунге (Черский, 1891).

Берелех. Позднепалеолитическая стоянка. Среднее течение р. Берелех, левого притока р. Индигирка, урочище Угамыт, Якутия. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен, конец сартанского

оледенения, около 11—12 тыс л.н. Материал: 13 фрагментов черепа, 5 *I*1/, 13 *P*2/, 25 нижнечелюстных костей (20 *P*/3), 5 *I*/1, 301 посткраниальная кость. Сборы Н. К. Верещагина и Ю. А. Мочанова (Верещагин, 1977; Мочанов, 1977)

Дюктай. Грот, правый берег р. Дюктай при впадении ее в р. Алдан, Якутия. Колл. ГИН. Поздний плейстоцен, поздний палеолит, сартанское оледенение, 12—14 тыс. л.н. Материал: 2 фрагмента черепа, 1 нижнечелюстная кость (2 *P*/3), 49 посткраниальных костей. Сборы Ю. А. Мочанова (Мочанов, 1977)

Алдан. Верхнеплейстоценовые (скорее всего, сартанские) отложения на берегу р. Алдан, Якутия. Колл. ГИН. Материал: 2 фрагмента черепа, 1 *I*1/, 3 *P*2/, 1 *I*/1, 2 нижнечелюстные кости, 9 *P*/3, 20 посткраниальных элементов. Сборы Э. А. Вангенгейм (Вангенгейм, 1961).

Афонтова гора 2. Позднепалеолитическая (мадлен) стоянка, левый берег р. Енисей в черте г. Красноярска. Колл. ГИН. Поздний плейстоцен, около 20 тыс. л.н. Материал: 1 фрагмент черепа, 6 *I*1/, 1 *P*2/, 16 нижнечелюстных костей (14 *P*/3), 3 *I*/1, 131 посткраниальная кость. Сборы В. И. Громова (Громов, 1932, 1948; Абрамова и др. 1991).

Бугач. Позднепалеолитическая стоянка в окрестностях г. Красноярска. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен (конец позднего палеолита) Материал: 4 посткраниальные кости. Сборы Г П. Сосновского (Громов, 1948).

Бирюса. Позднепалеолитическая стоянка, левый берег р. Енисей, устье р. Бирюса, 45 км выше г. Красноярска. Колл. ГИН. Поздний плейстоцен. Материал: 6 посткраниальных костей. Сборы В. И. Громова (Громов, 1948).

Коровий лог 2. Позднепалеолитическая стоянка, левый берег г Енисей, 4—5 км выше г Красноярска. Колл. ГИН. Поздний плейстоцен. Материал: 1 фрагмент черепа, 21 посткраниальная кость. Сборы В. И. Громова (Громов, 1948).

Для сравнения были использованы промеры нижнечелюстных костей ископаемых *L. tanaiticus* из Европейской России и Урала и современных зайцев, составляющих следующие выборки:

1) *L. tanaiticus tanaiticus*, группа Костенковских стоянок в Воронежской области, лессовые отложения. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен, поздневалдайская, =осташковская стадия последнего оледенения, около 20—24 тыс. л.н., *n*=94 и 141 (здесь и далее первая цифра — количество нижнечелюстных костей, вторая — *P*/3);

2) *L. tanaiticus gmelini* Averianov et Kuzmina, 1993: нижний и верхний гумусовый горизонты Костенковских стоянок. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен, средневалдайская эпоха, интерстадиал Хенгело, Подградем, около 35—39 тыс. л.н., *n*=25 и 35;

3) Грот Бобылек, р. Бобылек, 15 км к северу от пос. Саргай, Красноуфимский район, Свердловская область. Колл. ИЭРЖ. Позднеплейстоценовые отложения, *n*=17 и 15;

4) Грот Бобылек. Голоценовые отложения, $n=10$ и 12. Выборки 3 и 4 составляют сборы Н. Г Смирнова (Смирнов и др., 1991);

5) Январцево, пляжные отложения р. Урал между пос. Январцево и г. Уральском, Западный Казахстан. Колл. ЗИН. Поздний плейстоцен. $n=1$ и 1. Сборы Н. К. Верещагина (Громов, 1957);

6) *L. timidus begitschevi* Koljushev, 1936, п-ов Таймыр, $n=42$ и 52;

7) *L. timidus gichiganus* Allen, 1903, Южная Якутия, $n=27$ и 65;

8) *L. timidus kolymensis* Ognev, 1922, бассейн р. Колыма, $n=68$ и 64;

9) *L. timidus gichiganus,* Чукотский АО, $n=19$ и 21;

10) *L. timidus tschuktschorum* Nordquist, 1883, Чукотский п-ов, $n=22$ и 21;

11) *L. othus* Merriam, 1901, Аляска, $n=1$ и 1;

12) *L. arcticus* Ross, 1819, Канада, $n=6$ и 7;

13) *L. arcticus groenlandicus* Rhoads, 1896, о-в Гренландия, $n=13$ и 12.

Средние промеры выборок нижнечелюстных костей плейстоценовых и современных зайцев обрабатывались следующими методами многомерной статистики: 1) кластерный анализ, основанный на матрице эвклидовых дистанций между выборками; иерархическая дендрограмма построена по алгоритму «average» (использован для выборок *L. tanaiticus*, к промерам нижнечелюстной кости добавлена длина *P*/3 (табл. 1), а также для средних значений длины *P*/3 всех выборок) и 2) анализ главных компонент (использован для всех выборок, факторные нагрузки признаков приведены в табл. 2). Расчеты производились на IBM PC AC386SX с помощью мóдулей DATA, CLUSTER, CORR, FACTOR, GRAPH из пакета статистических программ SYSTAT. Использованные для статистической обработки промеры *P*/3 и нижнечелюстной кости приведены в табл. 3 и 5.

По предложенной ранее схеме морфотипов *P*/3 (Аверьянов, 1994, рис. 1) вычислялись частоты морфотипов 22a—22c, 23a—23d и 24a—24d (табл. 4). По этим частотам морфотипов был проведен кластерный анализ выборок *P*/3, имеющих $n>3$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные выборки остатков зайцев из плейстоценовых отложений Сибири отнесены нами к *L. tanaiticus*. Выборки из Северной Якутии (р. Кондратьева, Берелех, р. Адыча, по длине *P*/3 (табл. 3) по количеству вторичных складочек в передней наружной складке эмали этого зуба (1—3, рис. 7, 8), по форме нижнечелюстной кости, по альвеолярной длине верхнего зубного ряда (табл. 7) и по индексу толщины верхнего резца (табл. 8) не выходят за пределы изменчивости вида *L. tanaiticus*. То же относится и к выборкам из Южной Якутии (грот Дюктай, р. Алдан):

длина $P/3$ 4.1—4.8, $M=4.38$, $n=10$, в среднем 2.73 ± 0.56 складочек эмали в передне-наружной складке $P/3$ ($n=11$, рис. 8, 9), альвеолярная длина верхнего зубного ряда 18.6—20.8, $M=19.7 \pm 0.64$, $n=3$. Не вызывает сомнения принадлежность к *L. tanaiticus* остатков зайцев из позднепалеолитических стоянок окрестностей г. Красноярска (Афонтова гора 2, Кривой лог 2, Бирюса, Бугач): $P/3$ сравнительно крупные (длина 4.3—4.7, $M=4.45 \pm 0.03$, $n=15$), в среднем с 2.53 ± 0.31 складочками эмали в передне-наружной складке (рис. 10), альвеолярная длина верхнего зубного ряда сравнительно большая (18.6—20.8, $M=19.7 \pm 0.64$, $n=3$).

Для изученных выборок *L. tanaiticus* характерны относительно большие средние значения длины $P/3$ — не менее 4.30 мм, тогда как для выборок современных арктических зайцев этот показатель почти всегда меньше. Только у самых крупных беляков Евразии — *L. t. tschuktschorum* средняя длина $P/3$ превышает 4.30 мм (табл. 3). Однако, судя по единственному имеющемуся экземпляру *L. othus*, этот североамериканский (Аляска) вид может не отличаться по длине $P/3$ от *L. tanaiticus*, если не превышать его. В кластерном анализе по длине $P/3$ выборки современных и ископаемых арктических беляков разделились на 3 группы: 1) выборки *L. tanaiticus, L. t. tschuktschorum* и *L. t. begitschevi*, 2) остальные выборки современных беляков Сибири и Северной Америки, кроме *L. othus* и 3) *L. othus* (рис. 1). Среди более или менее многочисленных выборок *L. tanaiticus* наиболее близки между собой следующие: Костенки (лесс) — Бобылек (голоцен), Костенки (гумус) — Афонтова гора 2, р. Алдан — *L. t. tschuktschorum* и Берелех — Дюктай — *L. t. begitschevi*.

На дендрограмме сходства выборок *L. tanaiticus* по длине $P/3$ и промерам нижнечелюстной кости (рис. 2) компактную группу образуют выборки из Костенок, грота Бобылек, стоянки Афонтова гора 2 и Берелеха. Выборки с р. Алдан, р. Урал, р. Кондратьева и р. Адыча на этой дендрограмме обособлены и более удалены от других выборок, что, отчасти, может объясняться немногочисленностью материала.

По частотам распределения морфотипов $P/3$ выборки *L. tanaiticus* также выделяются в отдельный кластер, в который из современных беляков попадают только *L. t. tschuktschorum* и *L. t. gichiganus* из Чукотки (рис. 3). К этому кластеру примыкает группа *L. arcticus* — *L. a. groenlandicus*, и наиболее удалены от него *L. t. kolymensis, L. t. begitschevi* и *L. t. gichiganus* из Якутии. Интересно, что среди *L. tanaiticus* в один кластер попадают выборки, относящиеся ко времени последнего (сартанского) оледенения, и сразу после него Костенки (лессовые отложения), Бобылек (позднеплейстоценовые и голоценовые слои), Берелех (около 12 тыс. л.н.), Афонтова гора 2 (около 20 тыс. л.н.), а к другому кластеру отнесены выборки, относящиеся ко времени каргинского межледниковья: Костенки (нижний и верхний гумусовый

горизонты) и современные беляки Чукотки. Возможно, морфотипическая изменчивость $P/3$ в популяциях современных и древних беляков имеет адаптивное значение и отражает особенности их питания, связанные с климатическими факторами (Аверьянов, 1991).

Выборки *L. tanaiticus* характеризуются большими значениями высоты нижнечелюстной кости у $P/3$ и альвеолярной длины нижнего зубного ряда (табл. 5), по сравнению с современными арктическими зайцами. Более того, характер зависимости между этими величинами у современных и плейстоценовых беляков различный: у *L. tanaiticus* график более крутой, чем у современных зайцев (рис. 4) Среди выборок *L. tanaiticus* наиболее близки к современным белякам нижнечелюстные кости (по 1 экз.) с р. Кондратьева (рис. 4, *i*; почти не отличимы от выборки *L. a. groenlandicus*) и р. Адыча (рис. 4, *j*) Выборки из Костенок, грота Бобылек, стоянок Афонтова гора 2 и Берелех составляют одну компактную группу. Максимальные значения длины зубного ряда и высоты челюсти у $P/3$ имеют кости с р. Алдан и р. Урал (рис. 4, *r* и *s*). Интересно, что наиболее крупные из современных беляков — *L. othus* (1 экз.), по соотношению рассматриваемых промеров нижнечелюстной кости укладываются, скорее, в тенденцию современных арктических беляков, чем *L. tanaiticus* (рис. 4, *h*).

В анализе главных компонент по средним значениям 4 промеров нижнечелюстной кости выборки *L. tanaiticus* и современных арктических зайцев разделяются в факторном пространстве $F1 \times F2$ (рис. 5). Фактор 1 связан с альвеолярной длиной зубного ряда и высотой челюсти, фактор 2 — с длиной диастемы (табл. 2). Экземпляры *L. tanaiticus* имеют большие значения промеров длины зубного ряда и высоты челюсти, но сравнительно короткую диастему. У современных арктических зайцев нижнечелюстная кость также крупная, но диастема относительно длиннее. У *L. t. kolymensis* и *L. t. gichiganus* из Якутии (рис. 5, *g* и *h*) нижнечелюстная кость небольшая, с короткой диастемой. Среди *L. tanaiticus* компактную группу образуют выборки из Костенок, грота Бобылек, Берелеха и Афонтовой горы 2. Более разбросаны в пространстве $F1 \times F2$ выборки из р. Кондратьева, р. Адыча, р. Урал и р. Алдан. Последние две выборки (содержат по 1 экз.) характеризуются максимальными размерами нижнечелюстной кости.

Если сопоставить значения фактора 1 изученных выборок с их геологическим возрастом (рис. 6), то видно, что размеры нижнечелюстной кости (с ними связаны значения $F1$) увеличивались со времени каргинского межледниковья, достигая максимальных значений в сартанскую эпоху, а затем уменьшились в самом конце плейстоцена и в голоцене (выборки из Берелеха и из голоценовых слоев грота Бобылек) Отмеченные изменения размеров нижнечелюстной кости (и, следовательно, общих разме-

ров тела) *L. tanaiticus* связаны с глобальными изменениями климата и объясняются закономерностью, описываемой «правилом Бергмана».

Из Северной Якутии изучены 3 сравнительно многочисленные выборки посткраниальных костей позднеплейстоценовых остатков *L. tanaiticus:* 1) из зырянских отложений о. Большого Ляховского 2) из отложений едомной свиты (зырянское время) побережья Восточно-Сибирского моря в устье р. Кондратьева и 3) из Берелехской позднепалеолитической стоянки, позднесартанское время, около 11—12 тыс. л.н.

Размеры посткраниальных элементов последовательно увеличиваются в выборках 1—2—3, но даже наиболее крупные зайцы из Берелеха уступают по размерам большинства костей (табл. 9—20) донским зайцам из лессовых отложений Костенок. Степень различий выборок 1—3 и *L. t. tanaiticus* из Костенок (выборка 4) видна из следующей таблицы, где указано отношение количества промеров, по которым отличия достоверны ($P>0.05$) к общему количеству взятых для сравнения промеров:

	2	3	4
1	10.0%	42.1%	75.0%
2		21.1%	52.4%
3			62.5%

Относительно мелкие размеры плейстоценовых зайцев о. Ляховского могут свидетельствовать о том, что эта популяция существовала в условиях более теплого климата (каргинское межледниковье?). Зайцы, существовавшие в эпохи оледенений (выборка 2 — зырянское, выборка 3 — сартанское), различаются между собой по размерам в существенно меньшей степени.

Зайцы из Берелехского местонахожения достоверно ($P>0.05$) отличаются от почти одновозрастных *L. t. tanaiticus* из Костенок меньшими значениями следующих промеров (см. табл. 9—20): альвеолярная длина верхнего зубного ряда ($t=3.51$, $P>0.001$), ширина *I*1/ ($t=9.62$, $P>0.001$), ширина *I*/1 ($t=2.65$, $P>0.01$), длина *P*/3 ($t=3.69$, $P>0.001$), альвеолярная длина нижнего зубного ряда ($t=4.41$, $P>0.001$), наименьшая длина шейки лопатки ($t=6.50$, $P>0.001$), наибольшая длина суставного отдела лопатки ($t=5.11$, $P>0.001$), передне-задний диаметр суставной впадины лопатки ($t=8.74$, $P>0.001$), поперечный диаметр суставной впадины лопатки ($t=5.39$, $P>0.001$), ширина диафиза плечевой кости ($t=3.10$, $P>0.01$), ширина проксимального эпифиза лучевой кости ($t=3.51$, $P>0.001$), ширина проксимального конца бедренной кости от края большого трохантера до головки кости ($t=3.72$, $P>0.001$), ширина проксимального конца бедренной кости на уровне третьего и малого трохантеров ($t=3.34$, $P>0.001$), наименьшая ширина диафиза бедренной кости ($t=2.80$, $P>0.01$), ширина проксимального эпифиза большой берцовой кости ($t=3.32$, $P>0.001$), наименьшая ширина диафиза tibia

(t=9.65, P>0.001), ширина дистального эпифиза tibia (t=8.05, P>0.001), длина пяточной кости (t=7.72, P>0.001), наибольшая длина (t=2.53, P>0.02) и ширина (t=2.52, P>0.05) блока таранной кости, длина (t=2.60, P>0.01) и передне-задний диаметр (t=3.07, P>0.01) ладьевидной кости, наибольшая длина тазовой кости (t=2.95, P>0.05), передне-задний диаметр вертлужной впадины (t=6.00, P>0.001), наибольший диаметр запирательного отверстия (t=3.52, P>0.001), высота шейки подвздошной кости (t=10.25, P>0.001), ширина проксимального эпифиза II—V пястных костей (t=16.64, 3.16, 3.16 и 3.35, P>0.001 и 0.02) и III и IV плюсневых костей (t=5.15 и 2.32, P>0.001 и 0.05), ширина дистального эпифиза II—V пястных костей (t=4.74, 8.32, 2.43 и 4.47, P>0.001, 0.01 и 0.02) и II—IV плюсневых костей (t=6.25, 5.96 и 9.43, P>0.001). Только по альвеолярной длине верхнего зубного ряда зайцы из Берелеха превосходят *L. t. tanaiticus* (табл. 6, t=3.51, P>0.001).

Значительные отличия в размерах посткраниальных костей зайцев Берелехской стоянки от типового подвида *L. tanaiticus* и от *L. t. gmelini* позволяют выделить этих зайцев в особый подвид *L. tanaiticus vereschagini* ssp. n.

О систематическом положении плейстоценовых зайцев о. Большого Ляховского и побережья Восточно-Сибирского моря можно будет судить после получения дополнительного материала и уточнения стратиграфического положения этих выборок. Не исключено, что в период каргинского межледниковья в Якутии существовал особый подвид мелкого *L. tanaiticus*.

Единственная нижнечелюстная кость зайца с р. Адыча по промерам стоит ближе к кости с р. Кондратьева (см. рис. 2 и 5), по отношению высоты челюсти у $P/3$ к длине зубного ряда близка к выборкам *L. othus*, Берелех и Костенки (гумусовый горизонт) (см. рис. 4). Этот экземпляр отнесен к *L. t. vereschagini* ssp. n.

Для позднеплейстоценовых зайцев из Южной Якутии (грот Дюктай и р. Алдан) характерны более мелкие размеры, чем у зайцев из Берелеха. Более многочисленная выборка из грота Дюктай достоверно (P>0.05) отличается по 11 из 18 возможных для сравнения промеров посткраниальных костей (61.1%) от выборки из Берелеха. Выборки с р. Алдан и Берелехскую можно сравнить только по 1 промеру (длина пяточной кости), различия между ними недостоверны. По длине $P/3$ выборки из Берелеха, р. Алдан и грота Дюктай довольно близки друг к другу (см. табл. 3, рис. 1), но по распределению частот морфотипов первые две выборки попадают в разные кластеры (см. рис. 3). По-видимому, обе выборки *L. tanaiticus* из Южной Якутии можно отнести к подвиду *L. t. vereschagini* ssp. n. Большие размеры зайцев берелехской палеопопуляции этого подвида естественно объясняются ее более северным положением и согласуются с правилом Бергмана.

Систематическое положение зайцев из позднепалеолитических

стоянок окрестностей г. Красноярска, р. Енисей (Афонтова гора 2, Коровий лог 2, Бирюса, Бугач) менее определенно. Приенисейские *L. tanaiticus* достоверно отличаются от берелехских по 13 из 34 сравнимых промеров (38.2%). Сравнение приенисейской и южноякутской выборок затруднено немногочисленностью материала, но, очевидно, приенисейские зайцы были несколько крупнее (см. табл. 9—20), хотя метаподии у них были относительно короче (рис. 11). Следовательно, приенисейские и берелехские *L. tanaiticus* не образуют клинального ряда: первые характеризуются средними размерами, между ними располагались самые мелкие южноякутские зайцы, и берелехские зайцы самые крупные среди сравниваемых выборок. Это обстоятельство не позволяет относить приенисейских зайцев к *L. t. vereschagini* ssp. n., хотя выборки из Афонтовой горы 2 и Берелеха весьма близки по размерам.

Позднеплейстоценовые *L. tanaiticus* из Афонтовой горы 2 отличаются с высокой степенью достоверности ($P>0.001$) по 20 из 21 сравнимых промеров посткраниальных костей (95.2%) от донских зайцев из лессовых отложений Костенок, т. е. они не могут относится и к подвиду *L. t. tanaiticus*. Зайцы из Афонтовой горы 2 по длине *I*1/, стоят ближе всего к выборке из гумусовых слоев Костенок (*L. t. gmelini*, рис. 1), по промерам нижнечелюстной кости и *P*/3 и по отношению высоты челюсти у *P*/3 к альвеолярной длине зубного ряда — к выборке из плейстоценовых отложений грота Бобылек (см. рис. 2 и 4), по распределению морфотипов *P*/3 попадают в один кластер с выборками из грота Бобылек (плейстоцен и голоцен) и из Костенок (лессовые отложения) (см. рис. 3), по результатам анализа главных компонент промеров нижнечелюстной кости ближе всего к выборкам из грота Бобылек (голоцен) и с р. Кондратьева.

Плейстоценовые зайцы из грота Бобылек по ширине *I*1/, длине *P*/3 и нижнего зубного ряда уступают *L. tanaiticus* из лессовых отложений Костенок ($t=3.29$, $P>0.002$, $t=2.79$, $P>0.01$ и $t=3.53$, $P>0.001$ соответственно). Высокодостоверные различия ($P>0.001$) обнаружены между двумя выборками также по 24 из 53 взятых для сравнения промеров посткраниальных костей (45.3%). Очевидно, что зайцы из грота Бобылек не принадлежат к *L. t. tanaiticus*.

Приенисейские *L. tanaiticus* относятся, скорее всего, к особому подвиду, либо к тому же подвиду, что и зайцы из грота Бобылек. Они характеризуются, в частности, сравнительно короткими метаподиями (см. рис. 11). Для уточнения отличий этой формы, с одной стороны, от описываемого ниже *L. t. vereschagini* ssp. n., и, с другой стороны, от плейстоценовых зайцев Урала, необходим более массовый материал из разных местонахождений, поэтому в данной работе не дается формального описания приенисейского подвида *L. tanaiticus*.

Известные выборки *L. tanaiticus* не образуют единого раз-

мерного (см. рис. 11) или морфологического клина. Нормализованная евклидовая дистанция выборок по размерам *P*/3 и нижнечелюстной кости (табл. 1) от выборки *L. t. tanaiticus* из лессовых отложений Костенок постепенно возрастает с запада на восток, но для самой восточной выборки с Берелех (если не считать выборку с р. Адыча, представленную одним экземпляром) уменьшается (рис. 12). Таким образом, в сартанскую (поздневалдайскую) эпоху на известном ареале *L. tanaiticus* распадался, как минимум, на 3 географических подвида (рис. 13); *L. t. tanaiticus* (Восточная Европа), *L. tanaiticus* subsp. (Южный Урал и Западная Сибирь, возможно 2 различных подвида), *L. t. vereschagini* ssp. n. (Якутия). В голоцене *L. tanaiticus* вымирает практически на всей территории своего ареала, сохраняясь дольше всего на Южном Урале. Остатки зайцев из немногих известных голоценовых местонахождений Сибири могут быть причислены уже к *L. timidus*: оз. Энгельгардт на Таймырском п-ове (Верещагин, 1959), неолитическая стоянка Куллаты близ г. Якутска (Гарутт, 1950), побережье о. Врангеля (Придатко, 1990).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД LAGOMORPHA BRANDT, 1855
СЕМЕЙСТВО LEPORIDAE GRAY, 1821

Род **Lepus** Linnaeus, 1758

Lepus tanaiticus Gureev, 1964

Lepus tanaiticus vereschagini Averianov, ssp. n.

Название подвида дано в честь проф. Н. К. Верещагина.

Голотип. ЗИН № 0.34309, фрагмент левой нижнечелюстной кости с *P*/3—*M*/2 (рис. 7, *а*). Берелех. Позднепалеолитическая стоянка на р. Берелех, левом притоке Индигирки, Северная Якутия. Конец позднего плейстоцена, сартанское оледенение, 11—12 тыс. л.н. (Верещагин, 1977; Мочанов, 1977).

Паратипы. ЗИН №№ 0.34310 (рис. 7, *б*; Верещагин, 1977, рис. 28) и 0.34311 (рис. 7, *в*), фрагменты левых нижнечелюстных костей с *P*/3—*M*/3, ЗИН № 0.34391, фрагмент правой нижнечелюстной кости с *P*/3—*M*/2 (рис. 7, *г*), ЗИН № 0.34312, фрагмент черепа (левые и правые верхнечелюстные и небные кости, имеются *P*3/—*M*3/), ЗИН № 0.34392, фрагмент средней части черепа без ростральной и затылочной частей (имеются *P*2/—*M*2/). Местонахождение и возраст как у голотипа.

Диагноз. Сравнительно некрупный донской заяц. Альвеолярная длина зубного ряда нижней челюсти 19.0—22.2, $M=20.7\pm0.19$, $n=20$. Длина *P*/3 3.8—5.1, $M=4.34\pm0.06$, $n=27$

Промеры типовой серии. Нижнечелюстные кости (ЗИН №№ 0.34309, 0.34310, 0.34311, 0.34391): длина *P*/3 — 4.5, 5.1, 4.8, 4.3, альвеолярная длина зубного ряда — 21.4, 20.2,

20.4, 21.1, длина диастемы — 25.0, 24.5, 24.3, 25.6, высота челюсти у *P*/3 — 16.7, 15.4, 15.2, 17.4, высота челюсти у *M*/3 — 20.1, 19.7 19.5, 19.8. Череп (ЗИН №№ 0.34392 и 0.34312): длина костного неба — 6.7, 7.5, ширина неба между *P*3/ — 14.9, 15.0, ширина резцового отверстия — 11.6, 10.4, ширина хоан — 10.5, 12.3, альвеолярная длина зубного ряда — 19.1, 20.5, скуловая ширина спереди — 47.6, 47.3, наибольшая ширина носовых костей — 20.1, —, ширина лобных костей перед заглазничным отростком — 23.4, —.

Сравнение. Новый подвид достоверно отличается от *L. tanaiticus tanaiticus* Gureev, 1964 из лессовых отложений стоянок Костенки (Аверьянов, Кузьмина, 1993) более коротким *P*/3 (t=5.06, P>0.001, Берелех, Дюктай, Алдан), большей альвеолярной длиной верхнего зубного ряда (t=3.51, P>0.001, Берелех), меньшими значениями 35 промеров посткраниальных костей (66% от всех сравнимых промеров, материал с Берелех, см. предыдущий раздел).

Распространение. Якутия (Берелех, р. Алдан, р. Адыча, грот Дюктай), поздний плейстоцен (сартанское время, 11—14 тыс. л.н.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Э. А. Вангенгейм, А. С. Тесакову (ГИН), М. В. Саблину, О. Р Потаповой (ЗИН) и Н. Г Смирнову (ИЭРЖ) за предоставление ископаемого материала для обработки, И. Я. Павлинову (ЗММУ), Dr. J. Englund (NRM) за помощь в работе с коллекциями черепов современных зайцев, Г Ф. Барышникову (ЗИН) за прочтение рукописи и высказанные замечания.

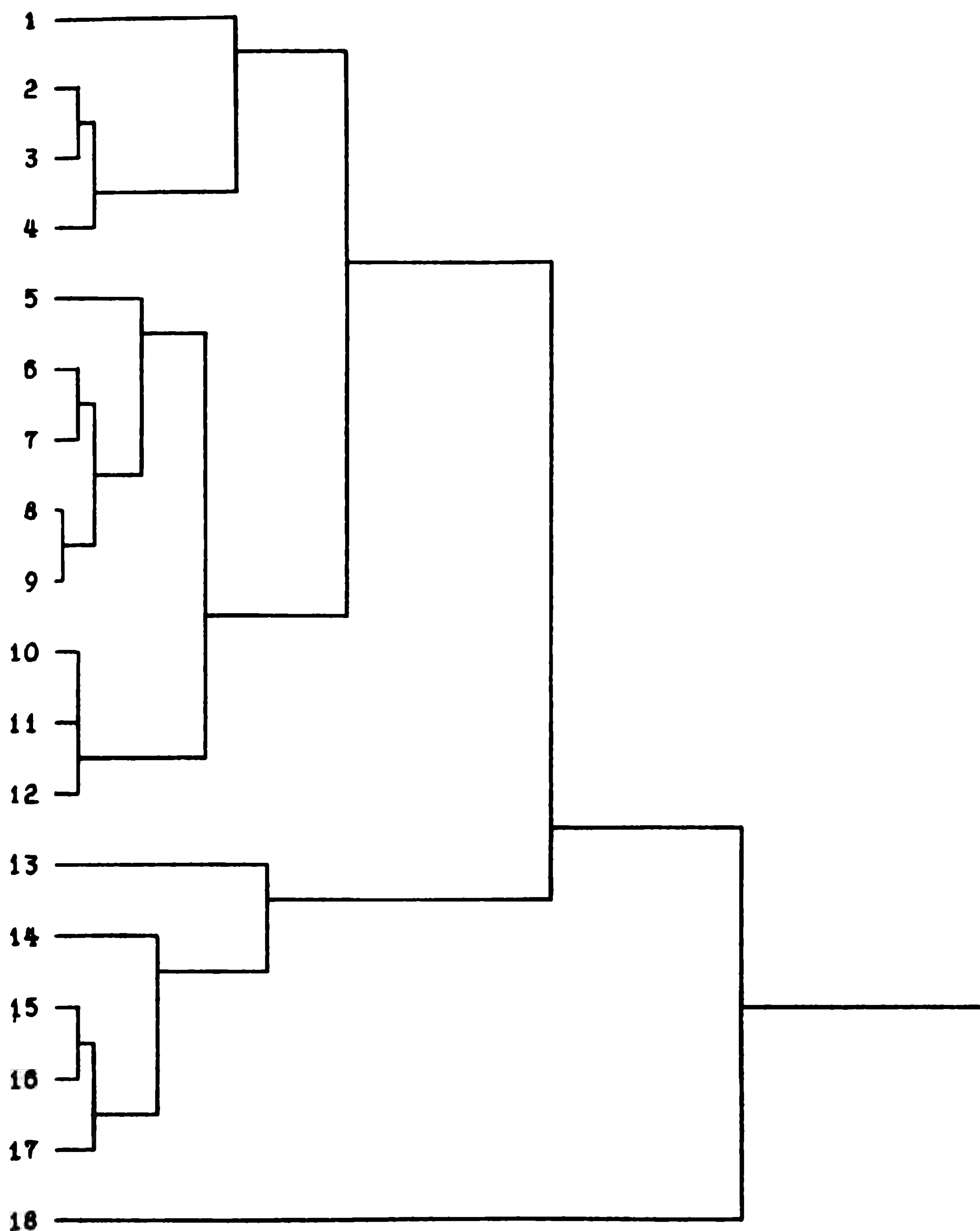


Рис. 1. Дендрограмма сходства выборок ископаемых *Lepus tanaiticus* (*1—7, 9—11*) и современных арктических беляков (*8, 12—18*) по длине *P*/3:

1 — р. Урал; *2* — Костенки, лесс; *3* — Бобылек, голоцен; *4* — р. Кондратьева; *5* — Бобылек, плейстоцен; *6* — Афонтова гора 2; *7* — Костенки, гумус, *8* — *L. timidus tschuktschorum*; *9* — р. Алдан; *10* Берелех, *11* — Дюктай; *12* — *L. t. begitschevi*; *13* — *L. t gichiganus*, Чукотка; *14* — *L. a. groenlandicus*; *15* — *L. arcticus*; *16* — *L. t. kolymensis*; *17* — *L t gichiganus*, Якутия; *18* — *L othus*

Fig. 1. Similarity dendrogram of samples of fossil *Lepus tanaiticus* (*1—7, 9—11*) and recent arctic hares (*8, 12—18*) based on the *P*/3 length:

1 — Ural River, *2* — Kostenki, loess, *3* — Bobylek, Holocene, *4* — Kondratyeva River, *5* — Bobylek, Pleistocene, *6* — Afontova gora 2, *7* — Kostenki, humus, *8* — *L. timidus tschuktschorum*, *9* — Aldan River, *10* — Berelekh, *11* — Dyuktai, *12* — *L. t. begitschevi*, *13* — *L. t. gichiganus*, Chukotka, *14* — *L. a. groenlandicus*, *15* — *L. arcticus*, *16* — *L. t. kolymensis*, *17* — *L. t gichiganus*, Yakuti 18 *L. othus*

Таблица 1 **Матрица нормализованных евклидовых дистанций между 9 выборками плейстоценовых и голоценовых Lepus tanaiticus по средним промерам нижнечелюстной кости и *P*/3**

Table 1. **Normalized euclidean distances within the 9 samples of Pleistocene and Holocene Lepus tanaiticus based on mean measurements of mandible and *P*/3**

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0.000							
2	1.164	0.000						
3	1.269	1.918	0.000					
4	1.825	2.356	1.103	0.000				
5	1.458	1.669	0.768	1.255	0.000			
6	1.405	1.725	0.601	1.275	0.837	0.000		
7	1.625	2.071	0.548	0.971	0.907	0.429	0.000	
8	1.541	1.965	0.423	1.184	0.515	0.599	0.551	0.000
9	1.039	1.352	0.610	1.335	0.576	0.517	0.794	0.634

Примечание:
1 — р. Кондратьева, 2 — р. Адыча, 3 — Берелех, 4 — р. Алдан, 5 — Афонтова гора 2, 6 — Костенки, гумусовый горизонт, 7 — Костенки, лёссовый горизонт, 8 — Бобылек, плейстоцен, 9 — Бобылек, голоцен.

Remarks: 1 — Kondratyeva River, 2 — Adycha River, 3 — Berelekh, 4 — Aldan River, 5 — Afontova gora 2, 6 — Gostenki, humus layer, 7 — Kostenki, loess layer, 8 — Bobylek, Pleistocene, 9 — Bobylek, Holocene.

Таблица 2. **Матрица факторных нагрузок первых трех факторов анализа главных компонент**

Table 2. **Correlations of characters with the first three principal components**

Промеры	*F*1	*F*2	*F*3
Альвеолярная длина *P*/3—*M*/3	0.936	0.051	0.021
Длина диастемы	0.762	—0.638	—0.067
Высота челюсти у *P*/3	0.877	0.320	—0.332
Высота челюсти у *M*/3	0.904	0.175	0.357
Дисперсия, %	76.083	13.575	6.056

Таблица 3. **Длина (мм) *P*/3 в выборках ископаемых Lepus tanaiticus и современных зайцев Сибири и Северной Америки**

Table 3. **Length (mm) of *P*/3 in samples of fossil Lepus tanaiticus and in recent hares of Siberia and North America**

Выборки	*n*	lim	*M*±*m*
Lepus tanaiticus			
Р Кондратьева	2	4.5, 4.7	
Р Берелех	17	3.8—5.1	4.32±0.09
Дюктай	2	4.2, 4.4	
Р. Алдан	8	4.1—4.8	4.40±0.11
Афонтова гора 2	15	4.3—4.7	4.45±0.03
Костенки, гумус	35	4.0—5.1	4.43±0.04
Костенки, лёсс	141	4.2—5.0	4.66±0.02

Продолжение табл. 3

Выборки	n	lim	M±m
Бобылек, плейстоцен	15	4.2—4.8	4.51±0.05
Бобылек, голоцен	10	4.5—5.0	4.63±0.05
Р Урал	1	4.8	
Современные зайцы			
L. t. begitschevi	44	3.7—4.7	4.28±0.04
L. t. gichiganus, Якутия	63	3.3—4.8	3.91±0.04
L. t. kolymensis	64	3.4—4.5	3.94±0.03
L. t. gichiganus, Чукотка	20	3.6—4.5	4.16±0.05
L. t. tschuktschorum	21	4.0—4.8	4.40±0.04
L. othus	1	5.0	
L. arcticus, Канада	7	3.5—4.5	3.96±0.38
L. a. groenlandicus	12	3.7—4.5	4.03±0.06

Таблица 4. **Частоты морфотипов *P*/3 в выборках Lepus tanaiticus и современных зайцев Сибири и Северной Америки (обозначения морфотипов по: Аверьянов, 1994)**

Table 4. **Percentage frequencies of character states of non-metrical traits of the *P*/3 in samples of Lepus tanaiticus and recent hares of Siberia and North America. Numbering of *P*/3's non-metrical traits (22a—24c) as in Аверьянов, 1994**

Выборки		Морфотипы							
		22a	22b	23a	23b	23c	24a	24b	24c
Lepus tanaiticus									
Р. Кондратьева	2	0.00	1.00	0.00	0.50	0.50	0.50	0.50	0.00
Р Берелех	20	0.00	1.00	0.00	0.50	0.25	0.10	0.90	0.00
Дюктай	2	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00
Р. Алдан	9	0.00	0.89	0.11	0.22	0.00	0.22	0.56	0.00
Афонтова гора 2	15	0.00	1.00	0.07	0.07	0.47	0.13	0.80	0.00
Костенки, нижний слой гумуса	16	0.06	0.88	0.06	0.13	0.25	0.38	0.50	0.00
Костенки, верхний слой гумуса	19	0.00	0.90	0.05	0.21	0.37	0.42	0.47	0.00
Костенки, лёсс	143	0.05	0.82	0.04	0.27	0.36	0.22	0.72	0.00
Бобылек, плейстоцен	15	0.07	0.93	0.00	0.40	0.33	0.20	0.80	0.00
Бобылек, голоцен	11	0.18	0.82	0.00	0.27	0.36	0.18	0.82	0.00
Р. Урал	1	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
Современные зайцы									
L. t. begitschevi	52	0.42	0.56	0.12	0.42	0.27	0.19	0.79	0.02
L. t. gichiganus, Якутия	65	0.37	0.62	0.31	0.40	0.12	0.26	0.74	0.00
L. t. kolymensis	48	0.44	0.52	0.19	0.65	0.10	0.23	0.77	0.00
L. t. gichiganus, Чукотка	21	0.19	0.76	0.14	0.33	0.38	0.62	0.38	0.00
L. t. tschuktschorum	21	0.05	0.81	0.19	0.48	0.19	0.43	0.57	0.00
L. othus	1	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00
L. arcticus, Канада	7	0.29	0.71	0.00	0.29	0.43	0.14	0.43	0.14
L. a. groenlandicus	12	0.00	0.75	0.08	0.00	0.50	0.00	0.42	0.08

Таблица 5. **Размеры нижнечелюстных костей (mandibula) у Lepus tanaiticus из Сибири**

Table 5. **Measurements of mandibles of Lepus tanaiticus from Siberia**

Промеры.	Р Кондратьева, $n=1$	Р. Адыча $n=1$	Р. Берелех			Дюктай $n=1$	Р Алдан $n=2$	Афонтова гора 2			Январцево $n=1$
			n	lim	$M \pm m$			n	lim	$M \pm m$	
Длина зубного ряда альвеолярная	20.0	21.2	17	19.0—22.0	20.5±0.7		21.7, 22.2	1	21.0		22.6
Длина диастемы	21.2	20.2	18	20.2—25.6	23.4±0.32	20.5	22.4, 23.7	8	20.6—25.5	22.8±0.58	19.5
Высота челюсти перед $P/3$	15.4	15.1	20	15.0—18.4	16.5±0.22	15.0	17.7	4	17.0—17.6	17.2±0.14	24.4
То же, после $M/3$	19.5	17.8	19	17.5—21.1	19.3±0.19		20.4	6	17.4—18.8	18.2±0.22	20.4

Таблица 6. **Размеры нижнечелюстных костей (mandibula) у современных арктических беляков (Lepus timidus, L. arcticus и L. othus)**

Table 6. **Measurements of mandibles of recent arctic hares (Lepus timidus, L. arcticus and L. othus)**

Промеры,	*L. t. begitschevi*			*L. t. gichiganus* Южная Якутия			*L. t. gichiganus* Чукотка			*L. t. kolymensis*		
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$
Длина кости	41	65.0—78.3	73.3±0.46	25	54.5—70.5	62.2±0.73	18	64.7—72.2	68.9±0.50	66	58.6—76.0	65.5±0.44
Длина зубного ряда альвеолярная	42	17.1—22.0	20.2±0.15	27	14.7—20.4	17.7±0.26	19	18.9—20.7	19.5±0.12	68	16.3—20.4	18.3±0.12
То же, коронарная	38	14.2—18.8	17.1±0.16	26	13.2—17.4	15.3±0.20	19	16.0—18.0	17.0±0.13	57	13.8—18.0	16.0±0.12
Длина диастемы	42	21.6—26.1	23.7±0.19	26	16.6—21.4	19.1±0.26	19	20.4—23.8	22.0±0.24	68	17.0—24.0	19.9±0.20
Высота венечного отростка	41	43.5—54.5	49.7±0.34	26	36.6—48.3	43.4±0.56	19	43.5—50.5	47.6±0.42	65	40.3—51.7	45.7±0.31
Высота челюсти перед $P/3$	42	11.9—15.8	14.3±0.12	26	11.5—14.4	13.4±0.15	19	12.4—15.6	13.8±0.20	68	11.5—15.9	13.5±0.10
То же, после $M/3$	42	15.8—20.9	18.6±0.14	27	12.7—19.4	16.6±0.30	19	16.4—19.2	18.0±0.15	68	14.5—20.9	17.3±0.14

Промеры,	*L. t. tschuktschorum*			*Lepus othus*	*Lepus arcticus* Канада, $n=6$		*L. a. groenlandicus*		
	n	lim	$M \pm m$	$n=1$	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$
Длина кости	20	70.8—79.8	75.2±0.55	76.7	65.0—70.8	68.6±0.82	13	66.3—72.1	69.6±0.54
Длина зубного ряда альвеолярная	22	20.0—23.4	21.0±0.18	21.6	17.5—20.0	19.0±0.33	13	18.8—20.5	19.9±0.14
То же, коронарная	21	17.1—19.1	17.9±0.16	18.2	15.3¯17.5	16.4±0.32	12	16.5—18.4	17.4±0.19
Длина диастемы	21	23.0—27.7	24.9±0.30	24.3	21.5—24.6	23.3±0.45	13	21.5—27.0	24.0±0.42
Высота венечного отростка	21	46.3—54.1	51.3±0.44	49.4	42.2—46.6	45.1±0.66	13	43.4—48.7	46.2±0.45
Высота челюсти перед $P/3$	20	12.9—16.3	14.7±0.19	14.9	14.3—15.2	14.8±0.15	13	14.5—16.1	15.4±0.15
То же, после $M/3$	21	17.0—20.4	18.8±0.17	18.7	16.1—18.0	17.3±0.29	13	16.9—19.2	17.9±0.21

Таблица 7 **Промеры черепа у Lepus tanaiticus Сибири**

Table 7 **Skull measurements in Lepus tanaiticus from Siberia**

Выборки	Длина костного нёба			Альвеолярная длина верхнего зубного ряда		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*
Р Берелех	10	6.7—8.4	7.4±0.18	10	18.7—20.4	19.5±0 18
Дюктай	1	7.4		1	18.6	
Р Алдан				2	19.8, 20.8	
Афонтова гора 2	1	7.4		1	19.7	
Коровий лог 2				1	18.3	

Таблица 8. **Длина (1), ширина (2) и индекс толщины (3=1:2) переднего верхнего и нижнего резцов (*I*1/ и *I*/1) у Lepus tanaiticus Сибири**

Table 8. **Length (1), width (2) and length-width index (3=1:2) of upper anterior and lower incisives (*I*1/ and *I*/1) in Lepus tanaiticus from Siberia**

Выборки	Промеры					
	1		2		3	
	lim	*M*±*m*	lim	*M*±*m*	lim	*M*±*m*
			Верхний резец (*I*1/)			
Р Кондратьева, *n*=2	2.9, 3.3		2.6, 3.3		0.8, 0.9	
Берелех, *n*=5	2.7—3.0	2.88±0.06	2.7—2.9	2.80±0.04	1.0—1.2	1.05±0.03
Р Алдан, *n*=1	2.9		2.9		1.00	
Афонтова гора 2, *n*=6	3.0—3.4	3.20±0.07	2.7—3.1	2.83±0.06	1.1—1.3	1.13±0.03
			Нижний резец (*I*/1)			
Берелех, *n*=5	2.6—2.9	2.72±0.06	2.4—3.0	2.66±0.10	0.9—1.2	1.03±0.05
Р. Алдан, *n*=1	2.9		3.1		0.94	
Афонтова гора 2, *n*=3	2.6—2.7	2.63±0.03	2.6—2.9	2.73±0.09	0.9—1.0	0.97±0.04
Р Урал, *n*=1	2.9		3.1		0.94	

Таблица 9. **Размеры лопатки (scapula) у Lepus tanaiticus Сибири**

Table 9. **Measurements of scapula of Lepus tanaiticus from Siberia**

Промеры,	О. Большой Ляховский			Р. Кондратьева			Берелех			Дюктай	Коровий лог 2
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	$n=2$	$n=2$
Длина шейки наименьшая	4	7.6—8.6	8.2±0.22	3	7.8—8.3	8.0±0.15	19	6.7—8.3	7.6±0.10	6.5, 8.2	8.0, 8.1
Длина суставного отдела наибольшая	3	14.0—16.1	15.3±0.66	2	14.4, 15.0	—	18	13.4—15.9	14.9±0.14	12.2, 13.4	14.8, 15.2
Передне-задний диаметр суставной впадины	3	12.8—14.6	13.9±0.56	4	13.0—13.6	13.4±0.13	18	12.8—14.3	13.5±0.09	11.2, 12.3	12.8, 13.5
Поперечный диаметр суставной впадины	5	11.5—13.0	12.3±0.27	4	12.3—12.7	12.5±0.10	21	11.7—13.5	12.5±0.12	9.6, 11.4	12.4, 13.0

Таблица 10. **Размеры плечевой кости (humerus) у Lepus tanaiticus Сибири**

Table 10. **Measurements of humerus of Lepus tanaiticus from Siberia**

Промеры,	О. Большой Ляховский, n—23		Р Кондратьева n=12		Берелех			Дюктай	Р. Алдан	Афонтова гора 2	Бугач	Коровий лог 2
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n=1	n=2	n=2	n=1	n=2
Длина наибольшая					1	111.4						
Расстояние от головки до дистального конца					2	109.3						
Ширина проксимальнсго отдела наибольшая					3	18.5—19.1	18.8±0.18	14.3		17.4, 18.0		
Ширина диафиза					3	5.2—6.2	5.5±0.33			6.0		
Ширина дистального эпифиза	12.5—14.0	13.2±0.08	12.4—14.8	13.4±0.20	7	12.4—13.8	13.0±0.21		10.8, 12.0	12.7	12.6	13.0, 13.6

Таблица 11. **Размеры лучевой (radius) и локтевой (ulna) костей у Lepus tanaiticus Сибири**

Table 11. **Measurements of radius and ulna of Lepus tanaiticus from Siberia**

Промеры, мм	О. Большой Ляховский	Кондратьева	Берелех			Дюктай	Алдан	Афонтова гора 2	Коровий лог 2		
	$n=3$	$n=1$	n	lim	$M \pm m$	$n=1-2$	$n=1$	$n=1-2$	n	lim	$M \pm m$
Лучевая кость											
Длина наибольшая			6	108.7—123.4	117.4±2.27						
Ширина проксимального эпифиза	9.3	10.5	9	9.4—10.4	9.8±0.10			10.1, 11.0			
Ширина дистального эпифиза			11	10.4—11.8	11.2±0.16	10.0, 10.3		9.1, 9.1	3	9.3—10.3	9.7±0.30
Локтевая кость											
Длина олекранона	9.3		7	11.0—13.1	12.0±0.26	10.3		9.1, 11.2	1	11.7	
Ширина сустава для сочленения с блоком плечевой кости	7.7		7	8.7—9.7	9.3±0.12	7.4	8.2	8.2	1	9.2	

Таблица 12. **Длина (1), ширина проксимального (2) и дистального (3) эпифизов метаподий у Lepus tanaiticus северной Якутии**

Table 12. **Length (1) and width of proximal (2) and distal (3) epiphysies of metapodials of Lepus tanaiticus from Northern Yakutia**

Промеры,	О. Большой Ляховский			Р. Кондратьева			Берелех		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*
mc II									
1	3	30.8—32.1	31.5±0.38	2	30.8, 33.1	—	4	31.6—35.0	33.3±0.70
2	3	4.5—5.0	4.7±0.15	5	4.4—5.2	4.9±0.14	4	4.5—4.6	4.5±0.03
3	3	5.0—5.8	5.3±0.24	2	5.4, 5.4	—	4	4.9—5.1	5.0±0.06
mc III									
1	2	29.5, 30.1	—	1	31.7	—	6	33.5—36.7	35.4±0.50
2	3	3.8—4.4	4.2±0.19	1	4.4	—	6	4.1—4.5	4.3±0.06
3	2	4.1, 4.5	—	1	5.0	—	6	4.6—4.7	4.7±0.02
mc IV									
1	5	24.3—27.2	25.3±0.53	2	26.6, 26.7	—	4	27.3—30.0	28.7±0.55
2	5	3.4—3.9	3.6±0.08	3	3.8—4.1	3.9±0.09	5	3.7—4.0	3.8±0.06
3	5	4.5—5.0	4.7±0.09	2	4.8, 4.9	—	4	4.6—4.9	4.8±0.08
mc V									
1	5	17.4—19.0	18.3±0.28	1	19.0	—	4	19.7—20.4	20.1±0.16
2	5	4.2—5.1	4.8±0.15	1	5.0	—	4	4.5—4.9	4.7±0.08
3	5	4.3—5.0	4.7±0.13	1	4.4	—	4	4.4—4.7	4.5±0.06
mt II									
1	10	49.4—55.2	52.4±0.66	4	51.5—59.0	54.8±1.73	22	53.6—62.1	58.1±0.39
2	11	4.4—5.4	5.0±0.09	5	4.7—5.3	5.0±0.10	22	4.7—6.0	5.4±0.06
3	10	6.0—6.7	6.4±0.08	4	6.4—6.7	6.5±0.08	22	6.3—7.1	6.5±0.04
mt III									
1	4	52.3—58.6	55.0±1.32	4	50.3—54.4	52.3±1.11	20	54.1—61.0	58.1±0.35
2	8	5.0—6.0	5.5±0.12	5	5.0—6.0	5.5±0.18	21	5.3—6.2	5.5±0.05
3	4	6.5—6.5	—	7	5.8—7.1	6.5±0.16	19	6.1—6.7	6.4±0.03
mt IV									
1	7	48.5—53.4	50.9±0.70	1	52.3	—	23	51.9—59.5	56.5±0.36
2	8	4.2—4.8	4.4—0.08	1	4.8	—	24	5.1—6.0	5.5±0.06
3	7	5.6—6.2	5.9±0.08	1	6.2	—	23	5.8—6.3	6.0±0.03
mt V									
1	6	45.7—49.4	47.1±0.54	1	48.7	—	20	47.4—54.5	51.1±0.38
2	9	8.4—9.6	8.8±0.13	1	9.1	—	22	8.3—9.3	8.9±0.07
3	6	5.3—6.3	5.8±0.15	2	5.7, 5.9	—	20	5.5—6.8	5.8±0.07

Таблица 13. **Длина (1), ширина проксимального (2) и дистального (3) эпифизов метаподий у Lepus tanaiticus южной Якутии и Красноярского края**

Table 13. **Length (1) and width of proximal (2) and distal (3) epiphysies of metapodials of Lepus tanaiticus from Southern Yakutia and Krasnoyarsk Region**

Промеры.	Дюктай			Р Алдан	Афонтова гора 2			Бирюса	Коровий лог 2
	n	lim	$M \pm m$	$n=1-2$	n	lim	$M \pm m$	$n=1$	$n=1-2$
mc II									
1	1	30.7	—		4	28.3—29.9	28.9±0.35		
2	1	4.3	—		4	4.6—4.9	4.7±0.10		
3	1	4.8	—		4	4.8—5.2	5.0±0.08		
mc III									
1	2	32.2, 33.2	—		3	30.8—31.5	31.1±0.20		
2	3	3.6—4.1	3.9±0.17		4	4.2—4.4	4.3±0.05		
3					3	4.5—4.6	4.5±0.03		
mc IV									
1	6	24.4—27.1	26.0±0.41		3	24.1—25.2	24.7±0.32		
2	7	3.4—4.1	3.7±0.08		3	3.7—4.1	3.9±0.12		
3	6	4.3—4.7	4.6±0.07		3	4.7—4.8	4.8±0.03		
mc V									
1	6	17.6—18.4	18.1±0.24						
2	7	4.3—4.7	4.4±0.13						
3	6	4.2—4.4	4.3±0.06						
mt II									
1	1	55.2	—		7	48.8—51.9	50.6±0.46	52.5	
2	4	4.2—5.1	4.7±0.19	5.4	15	4.8—5.5	5.2±0.07	5.5	
3	1	6.1	—		7	6.2—7.0	6.5±0.10	6.6	
mt III									
1					4	47.9—51.8	49.4±0.85	53.0	50.9, 52.0
2	4	4.5—5.6	5.1±0.26	5.3	10	5.0—6.0	5.5±0.08	6.0	5.5, 5.9
3					4	5.6—6.5	6.1±0.21	6.5	6.3, 6.7

Продолжение табл 13

Промеры,	Дюктай			Р Алдан	Афонтова гора 2			Бирюса	Коровий лог 2
	n	lim	$M \pm m$	$n=1-2$	n	lim	$M \pm m$	$n=1$	$n=1-2$
mt IV									
1	2	49.8, 52.4	—	49.5, 51.0	2	49.0, 50.1	—	50.8	48.0
2	3	4.2—5.3	4.8±0.32	5.0, 5.3	4	4.8—6.0	5.5±0.28	6.4	5.3
3	2	5.3, 5.8	—	5.6, 6.0	2	6.1, 6.4	—	6.1	5.8
mt V									
1	3	46.4—48.5	47.3±0.62		5	42.4—46.4	44.4±0.67	46.0	44.8
2	2	7.8, 9.1	—		10	7.8—8.9	8.4±0.11	8.4	9.0
3	3	5.2—5.7	5.4±0.15		5	5.3—5.8	5.6±0.09	6.0	5.9

Таблица 14. **Размеры тазовой кости (os coxae) у Lepus tanaiticus северной Якутии**

Table 14. **Measurements of innominate bone of Lepus tanaiticus from Northern Yakutia**

Промеры,	О. Большой Ляховский			Р. Кондратьева			Берелех		
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$
Длина наибольшая							3	97.6—101.2	99.3±1.05
Передне-задний диаметр вертлужной впадины	14	13.2—15.1	14.2±0.13	3	14.3—16.0	15.1±0.49	30	10.9—16.0	14.4±0.16
Наибольший диаметр запирательного отверстия	2	20.8, 22.1	—				16	20.4—22.9	21.4±0.22
Высота наименьшая шейки подвздошной кости	9	11.3—12.3	11.7±0.11	2	10.3, 11.4	—	30	10.1—12.5	11.4±0.11

Таблица 15. **Размеры тазовой кости (os coxae) у Lepus tanaiticus южной Якутии и Красноярского края**

Table 15. **Measurements of innominate bone of Lepus tanaiticus from Southern Yakutia and Krasnoyarsk Region**

Промеры,	Дюктай			Р Алдан	Афонтова гора 2			Коровий лог 2
	n	lim	$M \pm m$	$n=1$	n	lim	$M \pm m$	$n=1-2$
Передне-задний диаметр вертлужной впадины	6	11.6—12.6	12.2±0.14	12.3	21	13.4—15.3	14.4±0.11	14.8, 15.1
Наибольший диаметр запирательного отверстия	4	17.8—18.6	18.2±0.17		3	21.2—22.6	21.8±0.43	20.5
Высота наименьшая шейки подвздошной кости	6	8.5—10.1	9.1±0.23	10.5	21	10.1—12.5	11.2±0.12	12.2

Таблица 16. **Размеры бедренной кости (femur) у Lepus tanaiticus Сибири**

Table 16. **Measurements of femur of Lepus tanaiticus from Siberia**

Промеры.	Р. Кондратьева	Берелех			Дюктай	Р Алдан	Афонтова гора 2			Бугач	Коровий лог 2
	$n=2$	n	lim	$M \pm m$	$n=1$	$n=1-2$	n	lim	$M \pm m$	$n=1$	$n=1$
Длина наибольшая		1	132.5	—							
Расстояние от проксимального края головки бедра до дистального конца кости		2	118.4, 127.0	—							
Ширина проксимального конца кости от края большого трохантера до головки бедра	27.4	7	26.6—29.1	27.9±0.40		26.4	1	27.4	—		
То же, на уровне третьего и малого трохантеров	25.0	6	24.3—27.4	25.8±0.50			1	26.4	—		
Передне-задний диаметр головки бедра	11.7	16	10.1—11.7	11.1±0.11		10.6, 10.7	1	11.1	—		
Ширина диафиза наименьшая		15	8.9 10.3	9.5±0.12							
Ширина дистального эпифиза	21.1	12	20.2—22.2	21.3±0.18	17.4		3	17.5—19.1	18.4±0.47	20.4	20.4

Таблица 17. **Размеры большой берцовой кости (tibia) у Lepus tanaiticus северной Якутии**

Table 17. **Measurements of tibia of Lepus tanaiticus from Northern Yakutia**

Промеры,	О. Большой Ляховский			Р Кондратьева			Берелех		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*		lim	*M*±*m*
Длина наибольшая							1	140.5	—
Ширина проксимального эпифиза							22	19.6—22.4	21.4±0.18
Ширина диафиза наименьшая	4	6.3—7.1	6.7±0.19	1	7.5	—	23	8.0—9.3	8.6±0.08
Ширина дистального эпифиза	21	12.8—15.1	14.0±0.15	9	14.2—15.3	14.7±0.12	11	13.4—15.1	14.3±0.15
Передне-задний диаметр дистального эпифиза	21	9.3—11.1	10.2±0.10	10	9.8—10.6	10.3±0.08	11	9.6—11.2	10.6±0.16

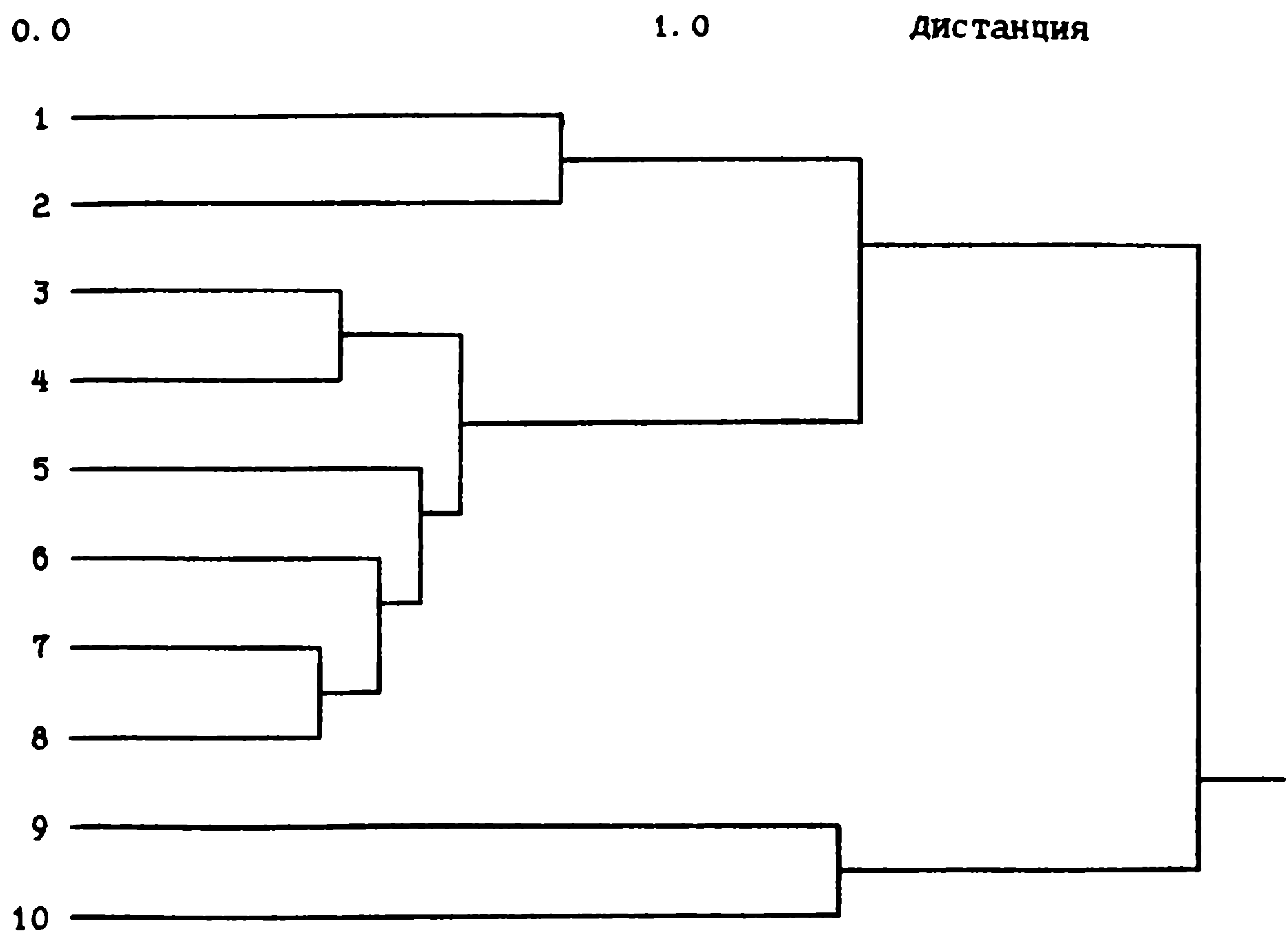


Рис. 2. Дендрограмма сходства выборок ископаемых *Lepus tanaiticus* по размерам нижнечелюстной кости и длине *P*/3:

1 — р. Урал, *2* — р. Алдан; *3* — Костенки, лёсс; *4* — Костенки, гумус; *5* — Бобылек, голоцен; *6* — Афонтова гора 2; *7* — Бобылек, плейстоцен; *8* — Берелех, *9* — р. Кондратьева; *10* — р. Адыча

Fig. 2. Similarity dendrogram of samples of fossil *Lepus tanaiticus* based on mandible measurements and *P*/3 length:

1 — Ural River, *2* — Aldan River; *3* — Kostenki, loess; *4* — Kostenki, humus; *5* — Bobylek, Holocene; *6* — Afontova gora 2; *7* — Bobylek, Pleistocene; *8* — Berelekh; *9* — Kondratyeva River; *10* — Adycha River

Таблица 18. **Размеры большой берцовой кости (tibia) у Lepus tanaiticus южной Якутии и Красноярского края**

Table 18. **Measurements of tibia of Lepus tanaiticus from Southern Yakutia and Krasnoyarsk Region**

Промеры, мм	Дюкгай, $n=3$		Афонтова гора 2	Бугач	Коровий лог 2
	lim	$M \pm m$	$n=2$	$n=1$	$n=1$
Ширина дистального эпифиза	12.5—14.6	13.6±0.61	14.7, 15.3	14.0	15.1
Передне-задний диаметр дистального эпифиза	8.4—10.4	9.4±0.58	9.8, 10.7	9.6	10.5

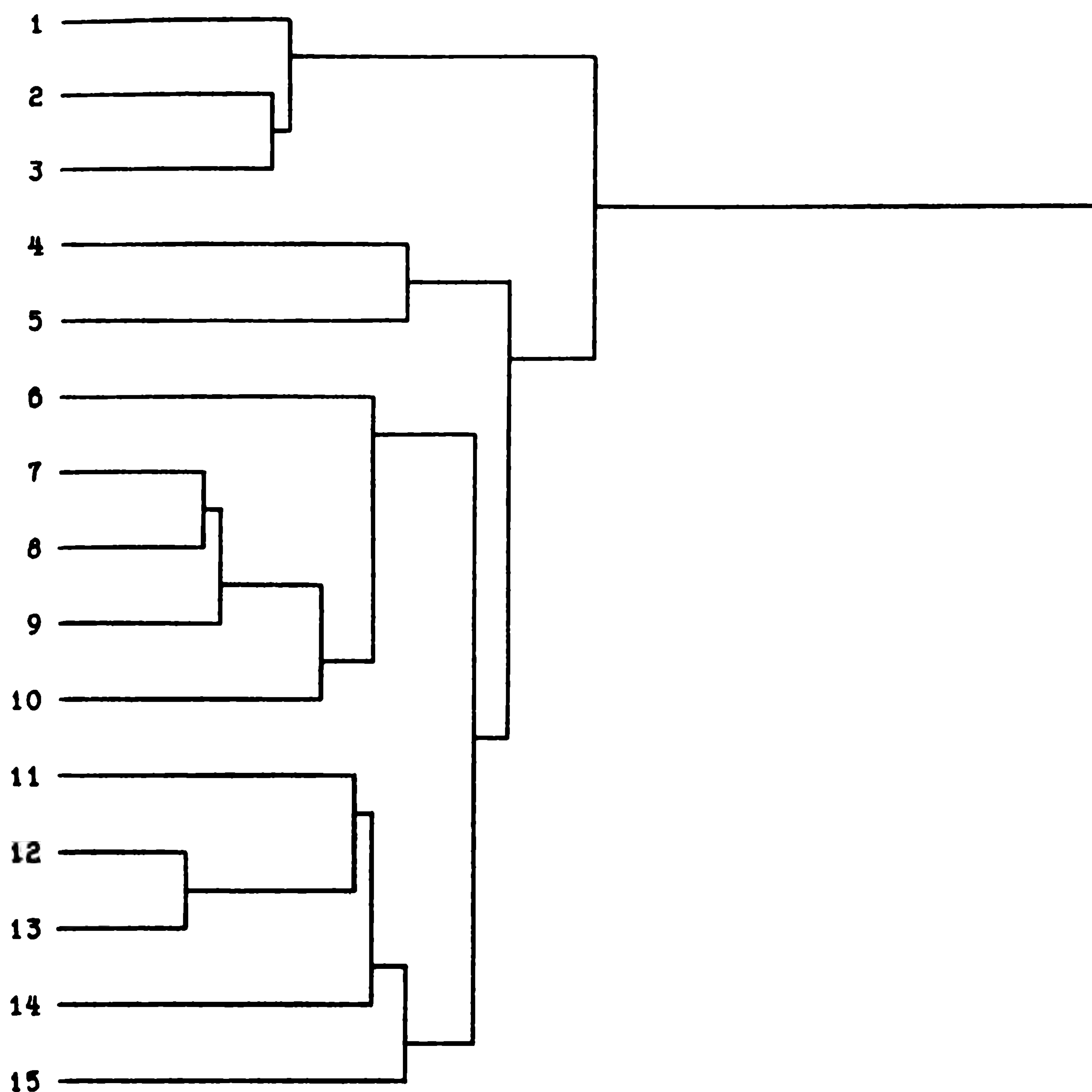


Рис. 3. Дендрограмма сходства выборок ископаемых *Lepus tanaiticus (6—13)* и современных арктических беляков (*1—5, 14, 15*) по частотам морфотипов *P*/3:
1 — *L. t. kolymensis; 2* — *L. t. begitschevi; 3* — *L. t. gichiganus*, Якутия; *4* — *L. arcticus; 5* — *L. a. groenlandicus, 6* — Афонтовая гора 2; *7* — Бобылек, голоцен; *8* — Костенки, лёсс; *9* — Бобылек, плейстоцен; *10* — Берелех; *11* — р. Алдан, *12* — Костенки, нижний слой гумуса; *13* — Костенки верхний слой гумуса; *14* — *L. t. tschuktschorum; 15* — *L. t. gichiganus*, Чукотка

Fig. 3. Similarity dendrogram of samples of fossil *Lepus tanaiticus (6—13)* and recent arctic hares (*1—5, 14' 15*) based of frequencies of non-metrical traits of *P*/3:
1 — *L. t kolymensis, 2* — *L. t. begitschevi, 3 L. t. gichiganus*, Yakutia, *4* — *L. arcticus, 5* — *L. a. groenlandicus, 6* — Afontova gora 2, *7* — Bobylek, Holocene, *8* — Kostenki, loess, *9* — Bobylek, Pleistocene, *10* — Berelekh, *11* — Aldan River, *12* — Kostenki, lower humus layer, *13* — Kostenki, upper humus layer, *14* — *L. t. tschuktschorum, 15* — *L. t. gichiganus*, Chukotka

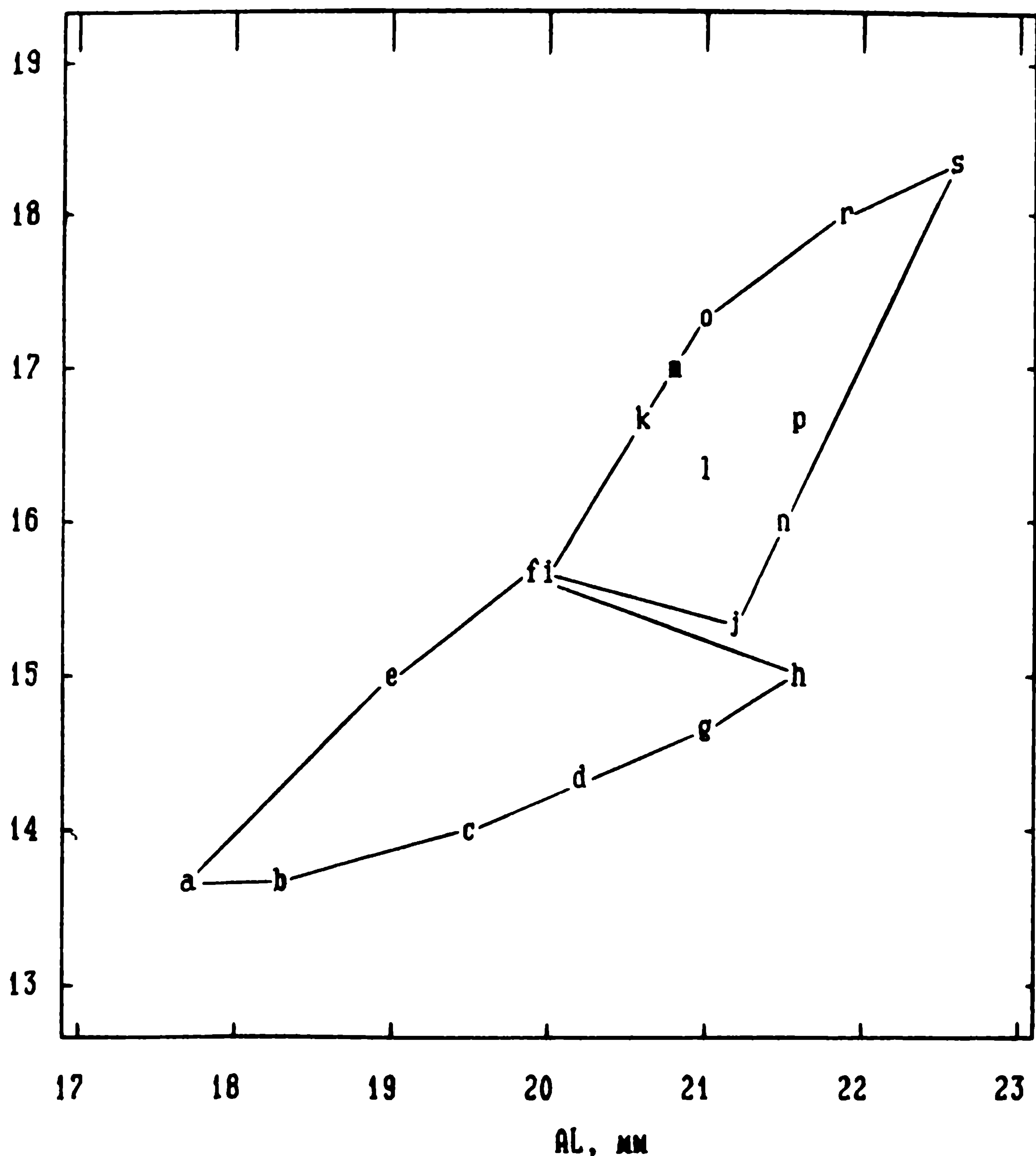


Рис. 4. Отношение средних значений высоты нижнечелюстной кости перед *P*/3 (*Hp*3) к альвеолярной длине нижнего зубного ряда (*AL*) у *L. tanaiticus* (*i—s*) и современных арктических беляков Сибири и Северной Америки (*a—h*):

a — *L. t. gichiganus*, Якутия; *b* — *L. t. kolymensis*; *c* — *L. t. gichiganus*, Чукотка; *d* — *L. t. begitschevi*; *e* — *L. arcticus*; *f* — *L. a. groenlandicus*; *g* — *L. t. tschuktschorum*; *h* — *L. othus*; *i* — р. Кондратьева; *j* — р. Адыча; *k* — Берелех; *l* — Бобылек, голоцен; *m* — Бобылек, плейстоцен, *n* — Костенки, гумус; *o* — Афонтова гора 2; *p* — Костенки, лёсс; *r* р. Алдан; *s* — р. Урал

Fig. 4. The relationship between the means of mandible depth anteriorly to *P*/3 (*Hp*3) and alveolar length of lower teeth row (*AL*) in *L. tanaiticus* (*i—s*) and recent arctic hares of Siberia and North America (*a—h*):

a — *L. t. gichiganus*, Yakutia, *b* — *L. t. kolymensis*, *c* — *L. t. gichiganus*, Chukotka, *d* — *L. t. begitschevi*, *e* — *L. arcticus*, *f* — *L. a. groenlandicus*, *g* — *L t. tschuktschorum*, *h* — *L. othus*, *i* — Kondratyeva River, *j* — Adycha River, *k* — Berelekh, *l* — Bobylek, Holocere, *m* — Bobylek, Pleistocene, *n* — Kostenki, humus, *o* — Afontova gora 2, *p* — Kostenki, loess, *r* — Aldan River, *s* — Ural River

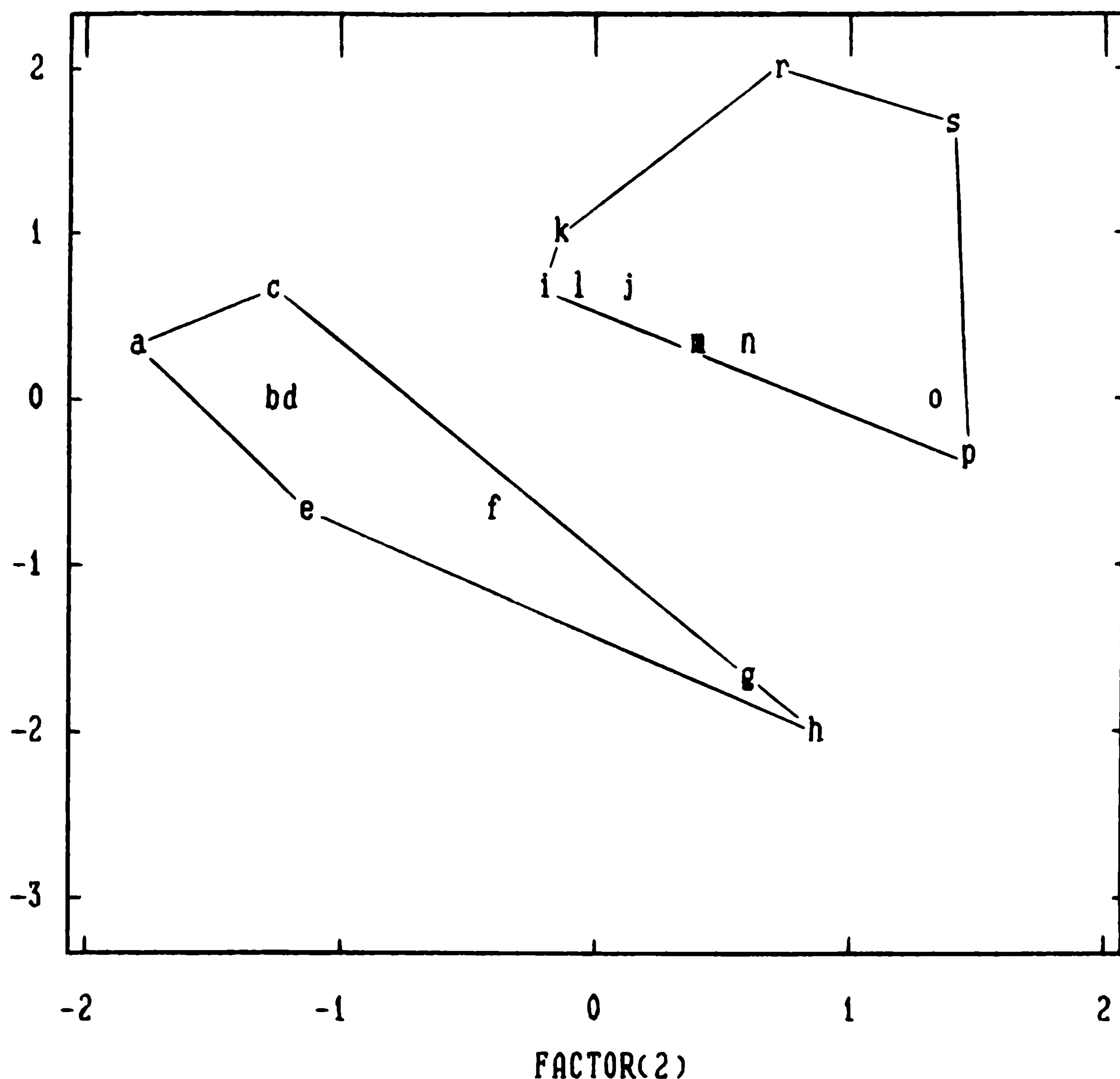


Рис. 5. Анализ главных компонент по средним значениям 4 промеров нижнечелюстной кости *Lepus tanaiticus* (*i—s*) и современных арктических беляков (*a—h*)

a — *L. t. tschuktschorum*; *b* — *L. t. begitschevi*; *c* — *L. othus*; *d* — *L. a. groenlandicus*. *L. arcticus*, *f* — *L. t. gichiganus*, Чукотка; *g* — *L. t. kolymensis*; *h* — *L. t. gichiganus*, Якутия, *i* — Костенки, гумус; *j* — Берелех, *k* — Костенки, лесс; *l* — Бобылек, плейстоцен; *m* — Бобылек, голоцен; *n* — Афонтова гора 2; *o* — р. Кондратьева; *p* — р. Адыча; *r* р. Урал; *s* — р. Алдан

Fig. 5. Principal component analysis based on means of 4 mandible measurements in *Lepus tanaiticus* (*i—s*) and recent arctic hares (*a—h*):

a — *L. t. tschuktschorum*, *b* — *L. t. begitschevi*, *c* *L. othus*, *d* — *L. a. groenlandicus*, *e* — *L. arcticus*, *f* *L. t. gichiganus*, Chukotka, *g* — *L. t. kolymensis*, *h* — *L. t. gichiganus*, Yakutia, *i* — Kostenki, humus, *j* — Berelekh, *k* — Kostenki, loess, *l* — Bobylek, Pleistocene, *m* — Bobylek, Holocene, *n* — Afontova gora 2, *o* — Kondratyeva River, *p* — Adycha River, *r* — Ural River, *s* — Aldan River

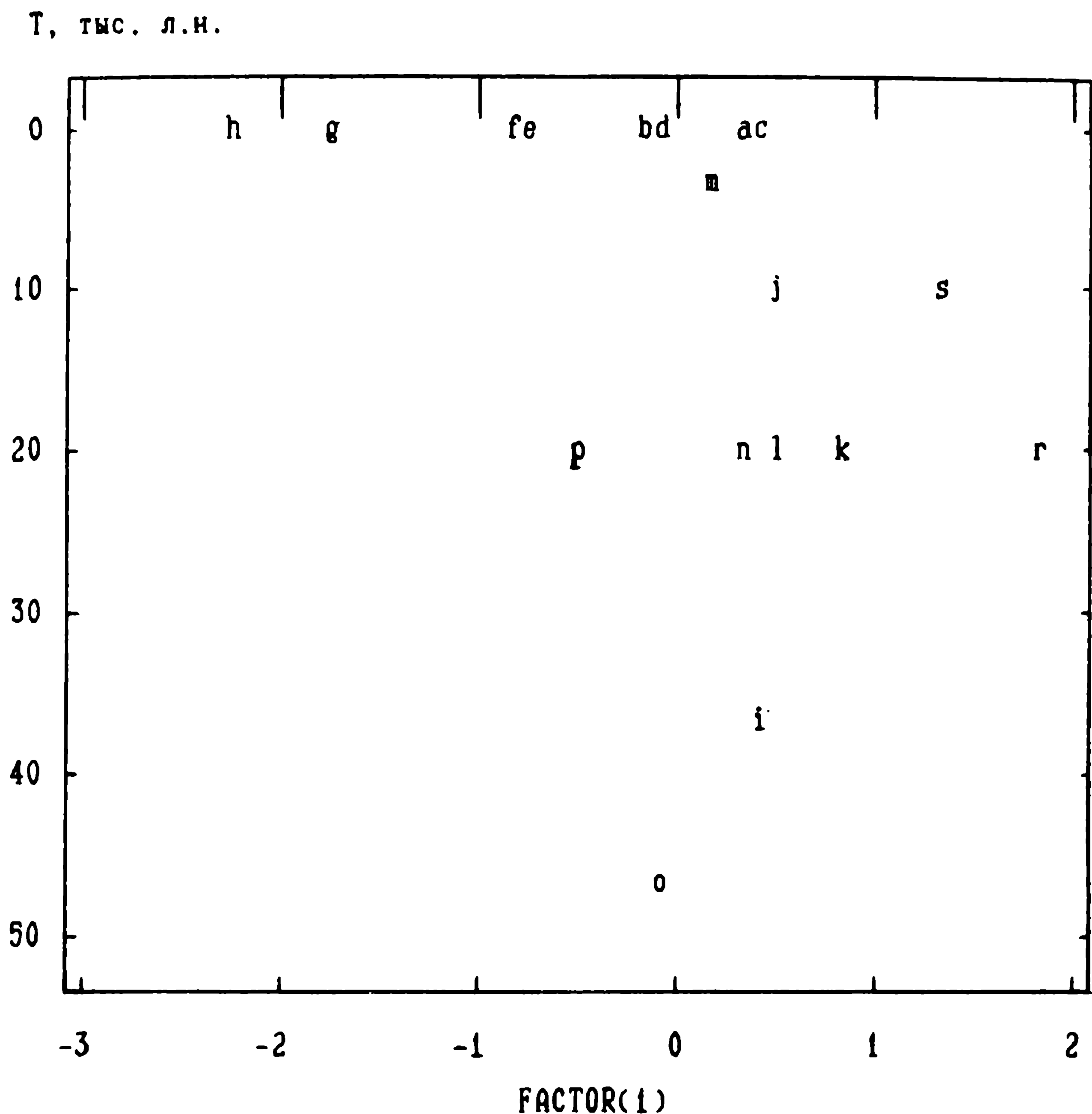


Рис. 6. Распределение выборок *Lepus tanaiticus* и современных арктических беляков в пространстве «фактор 1» × «геологическое время»

«Фактор 1» — анализа главных компонент (табл. 2, рис. 5). Обозначения к

Fig. 6. The relationship of factor 1 from the principal component analysis (tabl. 2, fig. 5) for samples of *Lepus tanaiticus* and recent arctic hares to the geological time (*T*)

Lettering as in fig.

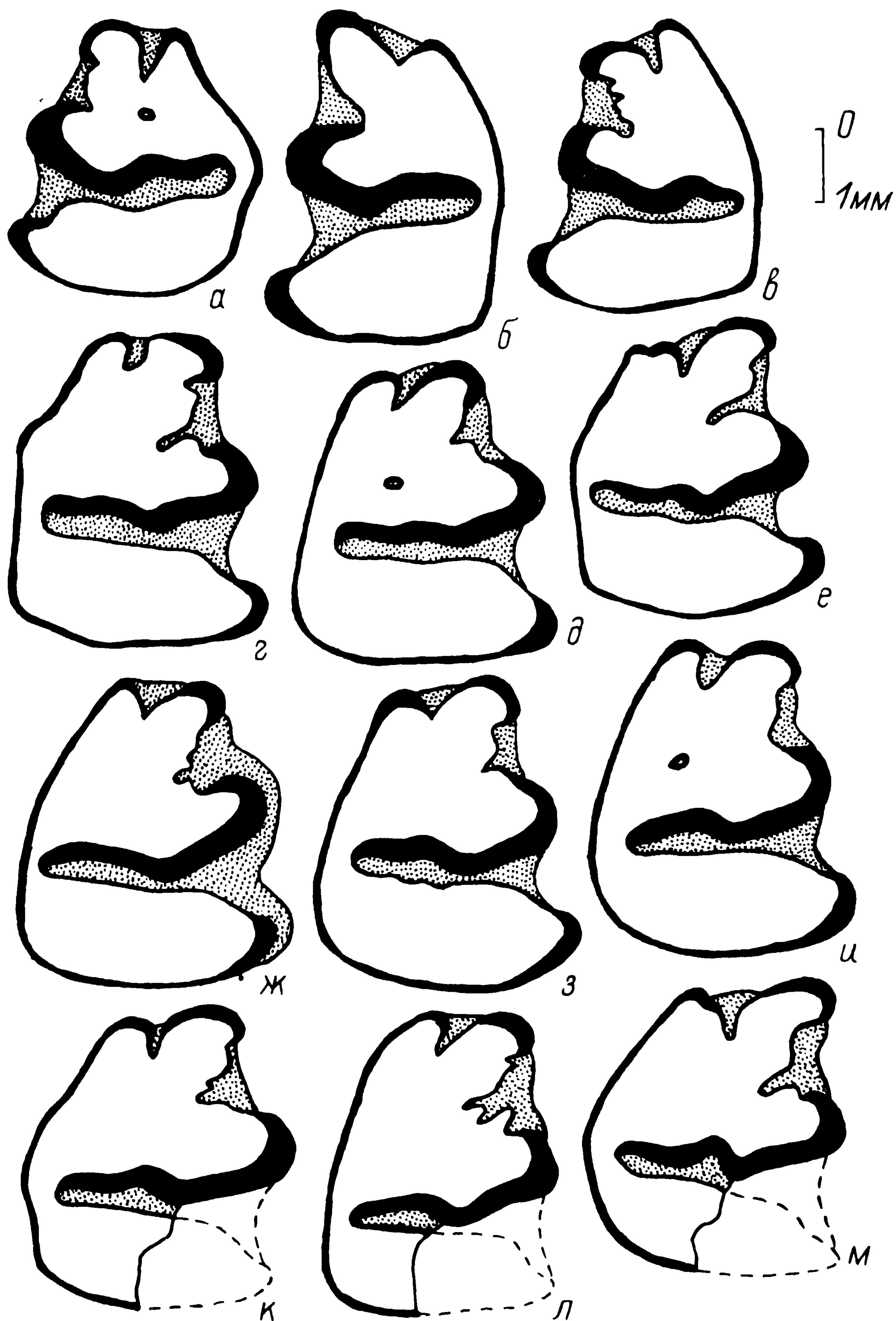


Рис. 7 Левые (*а—г*) и правые (*д—м*) P/3 *Lepus tanaiticus vereschagini* ssp. n. Берелех, Якутия; поздний плейстоцен, сартанское время. Колл. ЗИН: голотип, № 34309, паратипы, №№ 34310, 34311 и 34391 *д—м* №№ 34393, 34397 34400/1 6 соответственно

Fig. 7 Left (*а—г*) and right (*д—м*) P/3 of *Lepus tanaiticus vereschagini* ssp. n. Berelekh, Yakutia; Late Pleistocene, Sartanian stage. Coll. ZIN: holotype, № 34309, paratypes, №№ 34310, 34311 and 34391, *д—м* №№ 34393, 34397 and 34400/1 6 respectively

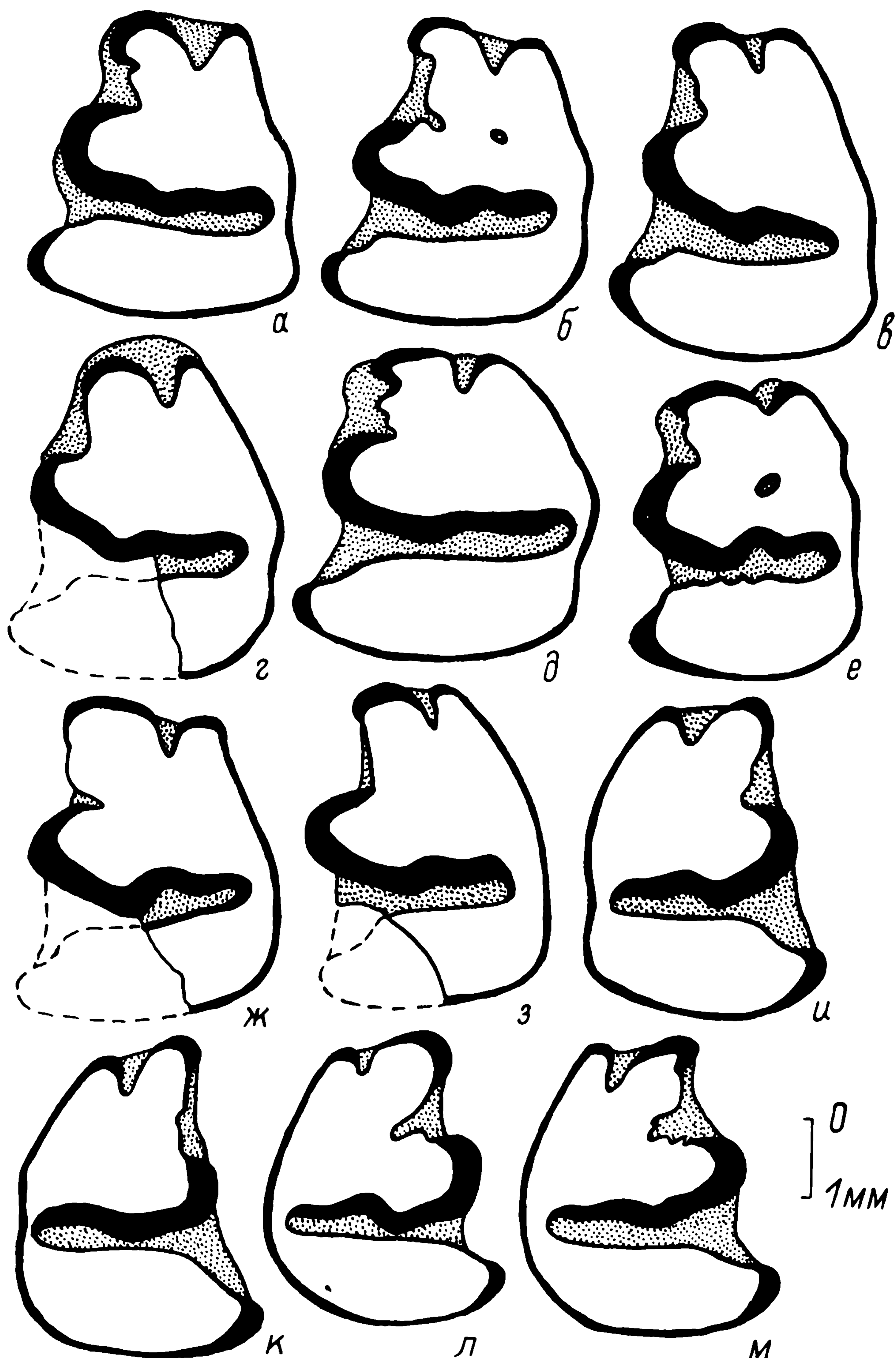


Рис. 8. Левые (*а*—*з*) и правые (*и*—*м*) P/3 *Lepus tanaiticus vereschagini* ssp. n. (*а*—*к*) и *Lepus tanaiticus* subsp (*л*, *м*), Якутия: Берелех (*а*—*з*), Дюктай (*и*, *к*) и р. Кондратьева (*л*, *м*), поздний плейстоцен, сартанское (*а*—*к*) и зырянское (*л*, *м*) время. Колл. ЗИН (*а*—*з*, *л*, *м*) и ГИН (*и*, *к*)

№ 34394 — 34396, 34398, 34399, 34400/7 — 9, 9940, 10597, 34407 и 34408 соответственно

Fig. 8. Left (*а*—*з*) and right (*и*—*м*) P/3 of *Lepus tanaiticus vereschagini* ssp. n. (*а*—*к*) and *Lepus tanaiticus* subsp (*л*, *м*). Yakutia: Berelekh (*а*—*з*), Duyktai (*и*, *к*) and Kondratyeva River (*л*, *м*), Late Pleistocene, Sartanian (*а*—*к*) and Zyryanian (*л*, *м*) stage. Coll. ZIN (*а*—*з*, *л*, *м*) and GIN (*и*, *к*)

34394 — 34396, 34398, 34399, 34400/7 — 9, 9940, 10597, 34407 and 34408 respectively

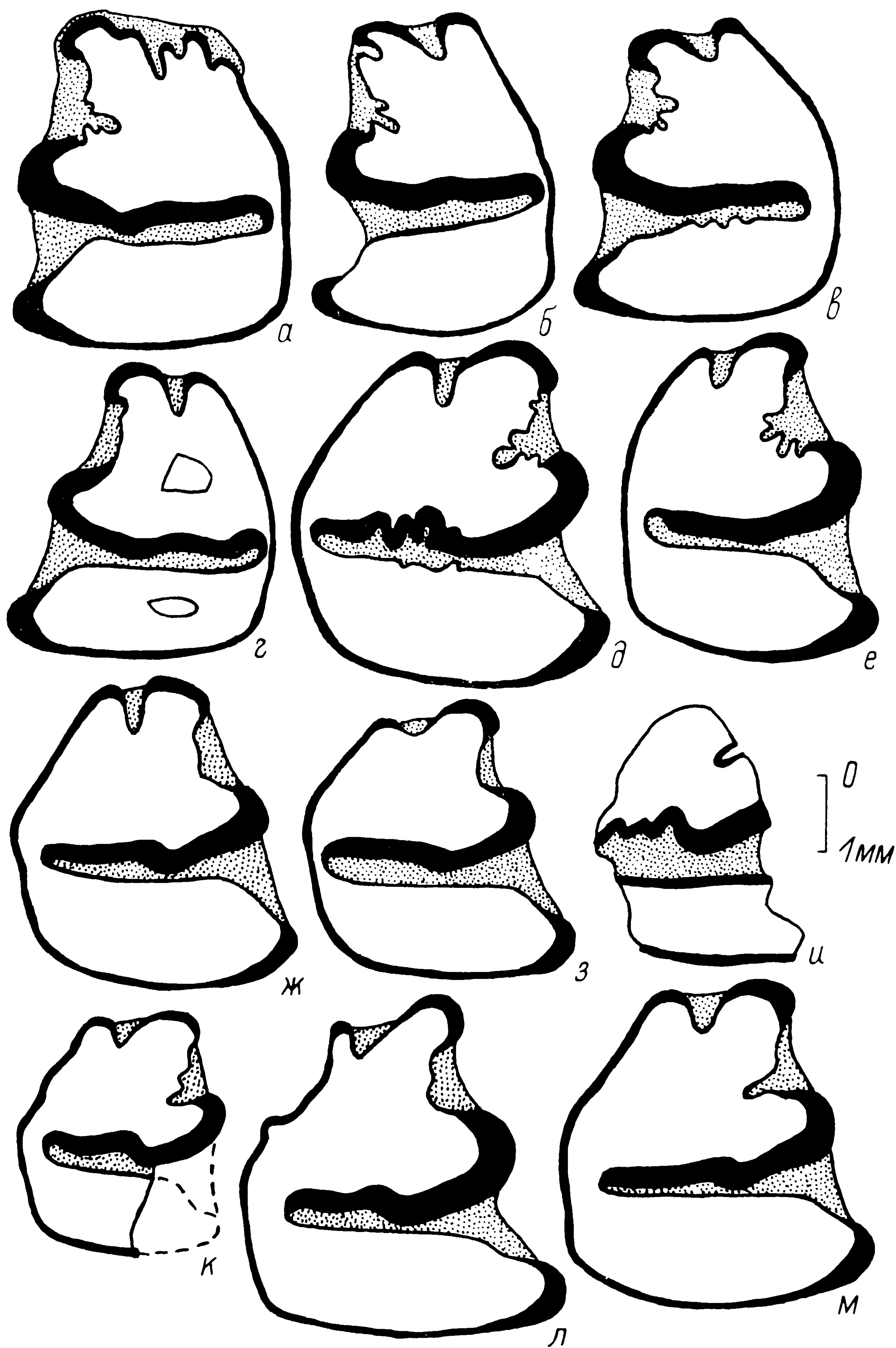


Рис. 9. Левые (*а* — *г*) и правые (*д* — *м*) P/3 *Lepus tanaiticus*, р. Алдан (*а* — *к*), Якутия, и Афонтова гора 2 (*л*, *м*), Красноярский край. Поздний плейстоцен, сартанское время. Колл. ГИН (без номеров)

Fig. 9. Left (*а* — *г*) and right (*д* — *м*) P/3 of *Lepus tanaiticus*, Aldan River (*а* — *к*), Yakutia and Afontova gora 2 (*л*, *м*), Krasnoyarsk Region, Late Pleistocene, Sartanian stage. Coll. GIN (without numbers)

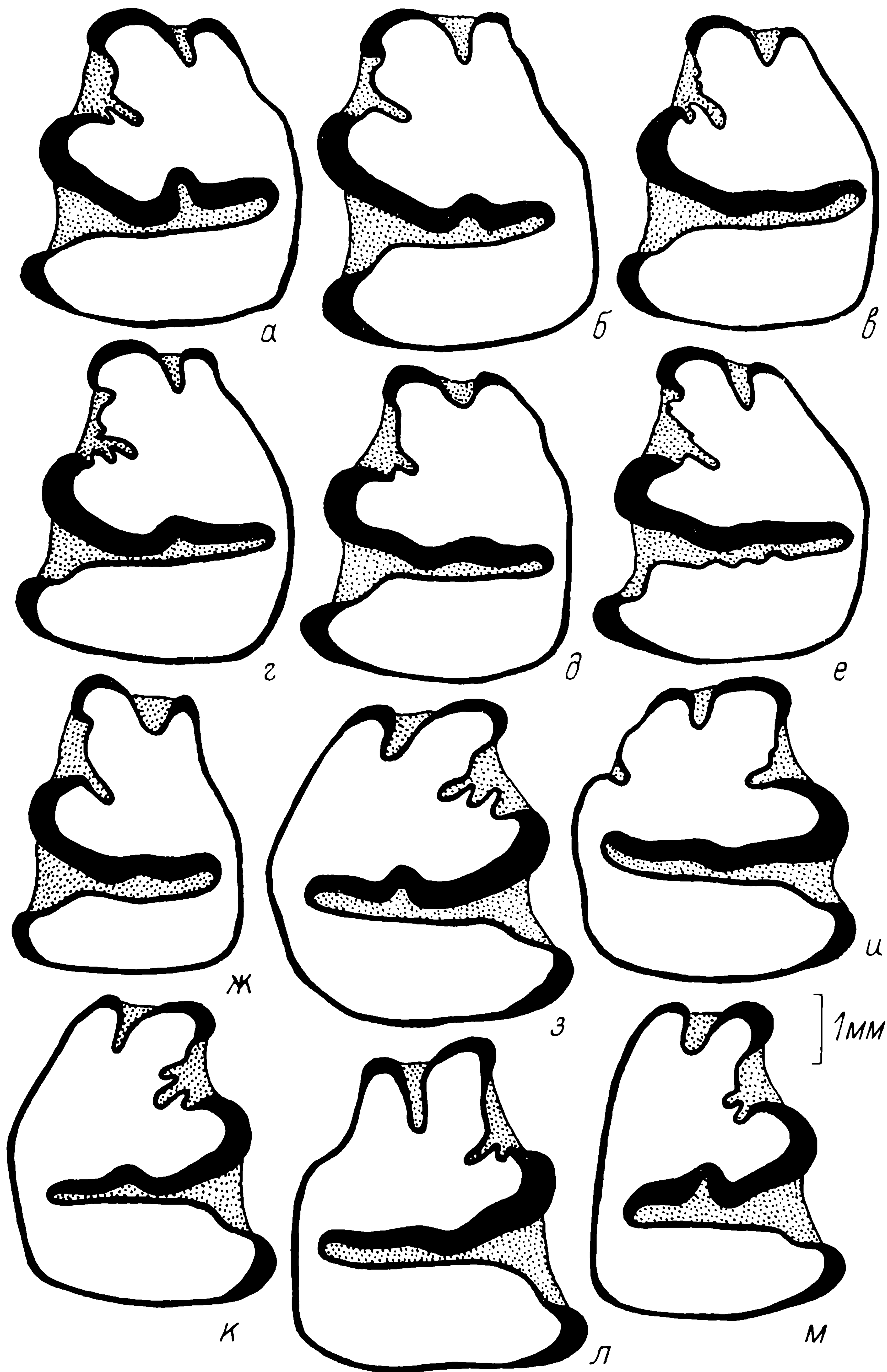


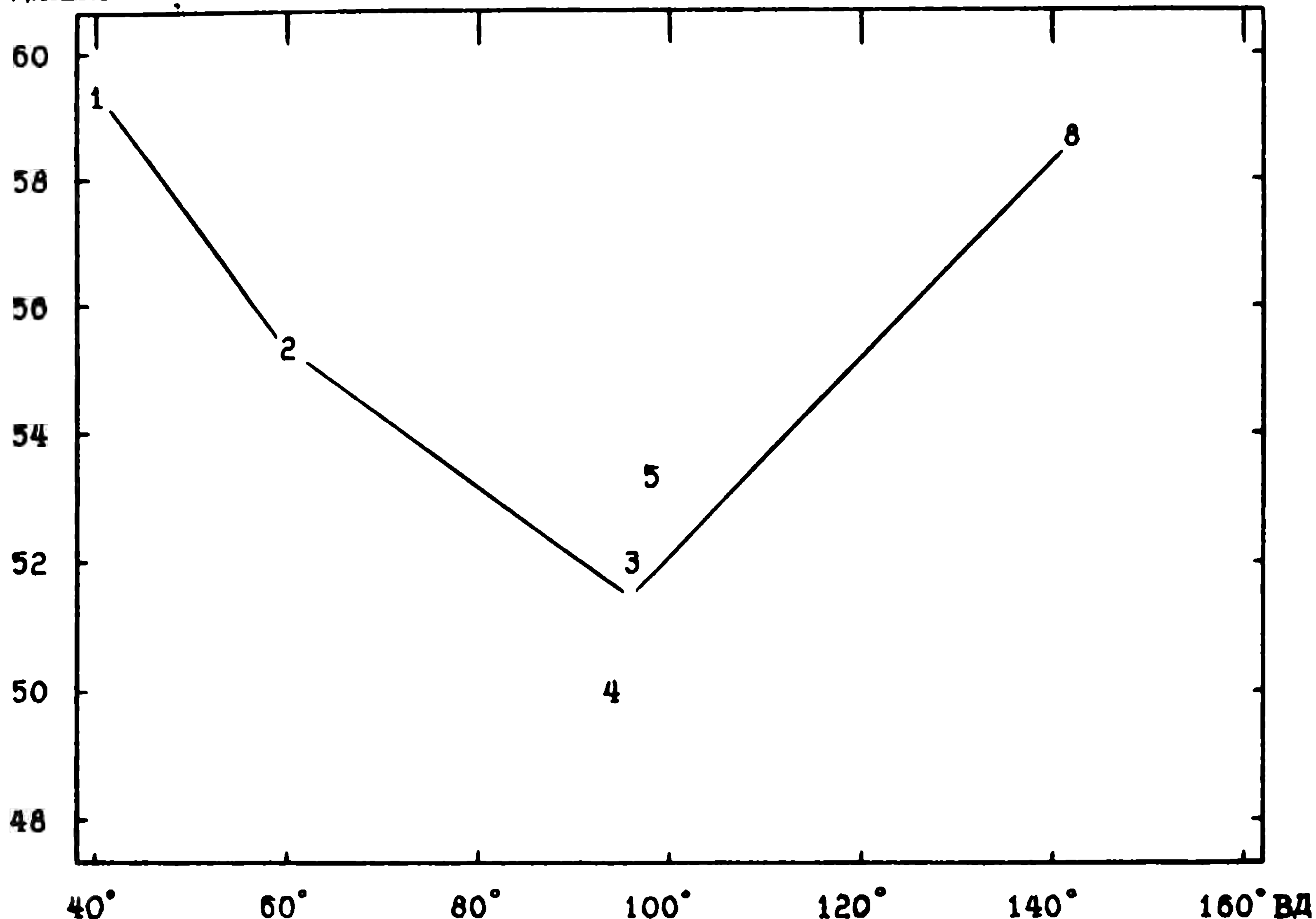
Рис. 10. Левые (*а* – *ж*) и правые (*з* – *м*) P/3 *Lepus tanaiticus*, Афонтова гора, Красноярский кр. Поздний плейстоцен, сартанское время. Колл. ГИН

№№ 111-1755 ... 515 ... 1519 ... 3513 ... соответственно.

номеров

Fig. 10. Left (*а* – *ж*) and right (*з* – *м*) P/3 of *Lepus tanaiticus*, Afontova gora, Krasnoyarsk Region. Late Pleistocene, Sartanian stage. Coll. GIN.

№№ 111-17 ... 1807 ... 18 ... and 2297 ... tively ... without



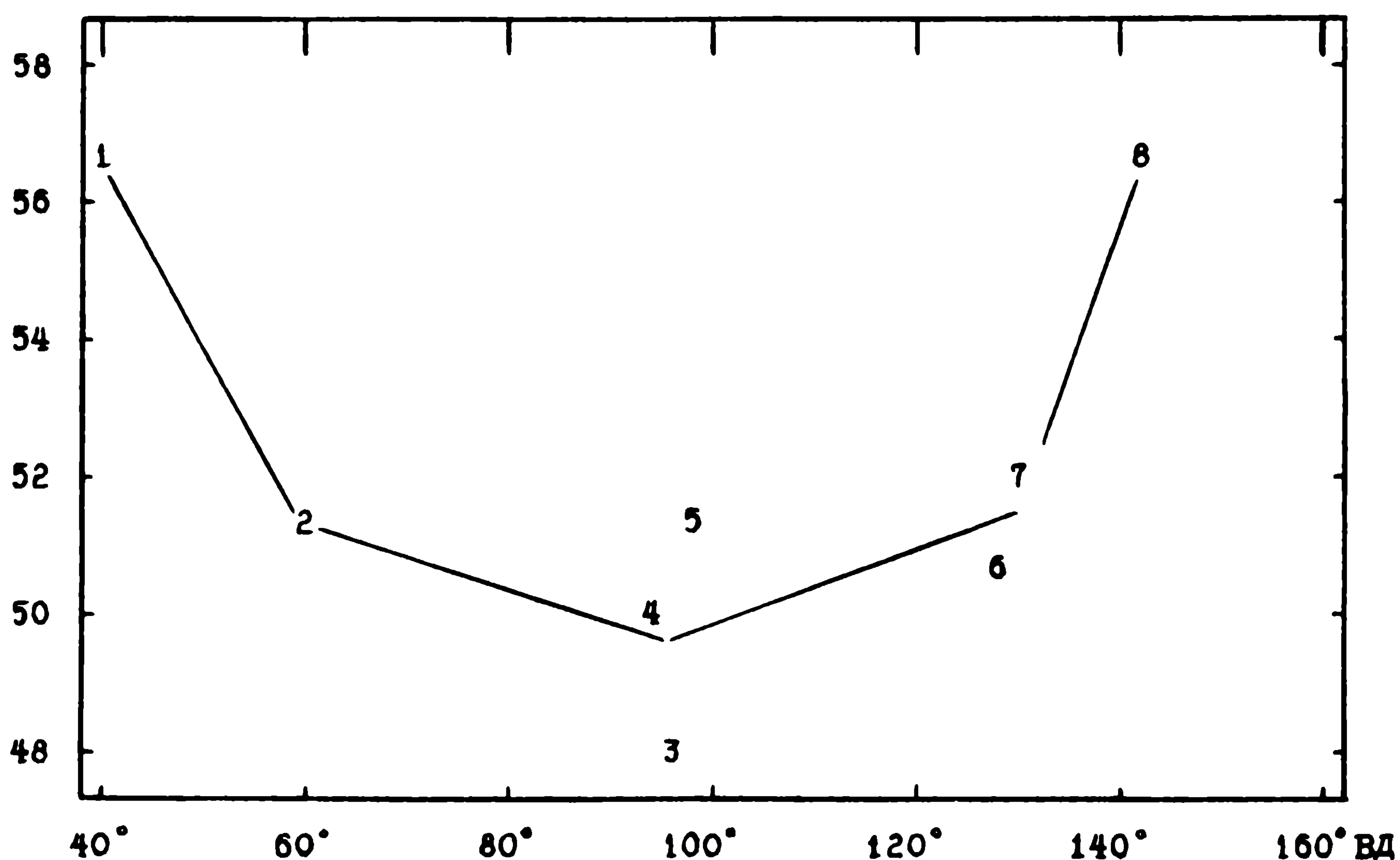


Рис. 11. Зависимость средних значений длины третьей и четвертой метатарзальной кости (*mt*3 и *mt*4) в выборках поздневалдайских (сартанских) *Lepus tanaiticus* от географического положения (градусы ВД):

1 — Костенки, лёсс; *2* — Бобылек, плейстоцен; *3* — Коровий лог 2; *4* — Афонтова гора 2; *5* — Бирюса; *6* — р Алдан; *7* — Дюктай; *8* — Берелех

Fig. 11. The relationship between the means of third and fourth metatarsal bone (*mt*3 and *mt*4) lengths in samples of Late Valdaiian (Sartanian) *Lepus tanaiticus* and their geographical position (Eastern longitude degrees):

1 — Kostenki, loess, *2* — Bobylek, Pleistocene, *3* — Corovii log 2, *4* — Afontova gora 2, *5* — Biryusa *6* Aldan River, *7* — Dvuktai, *8* — Berelekh

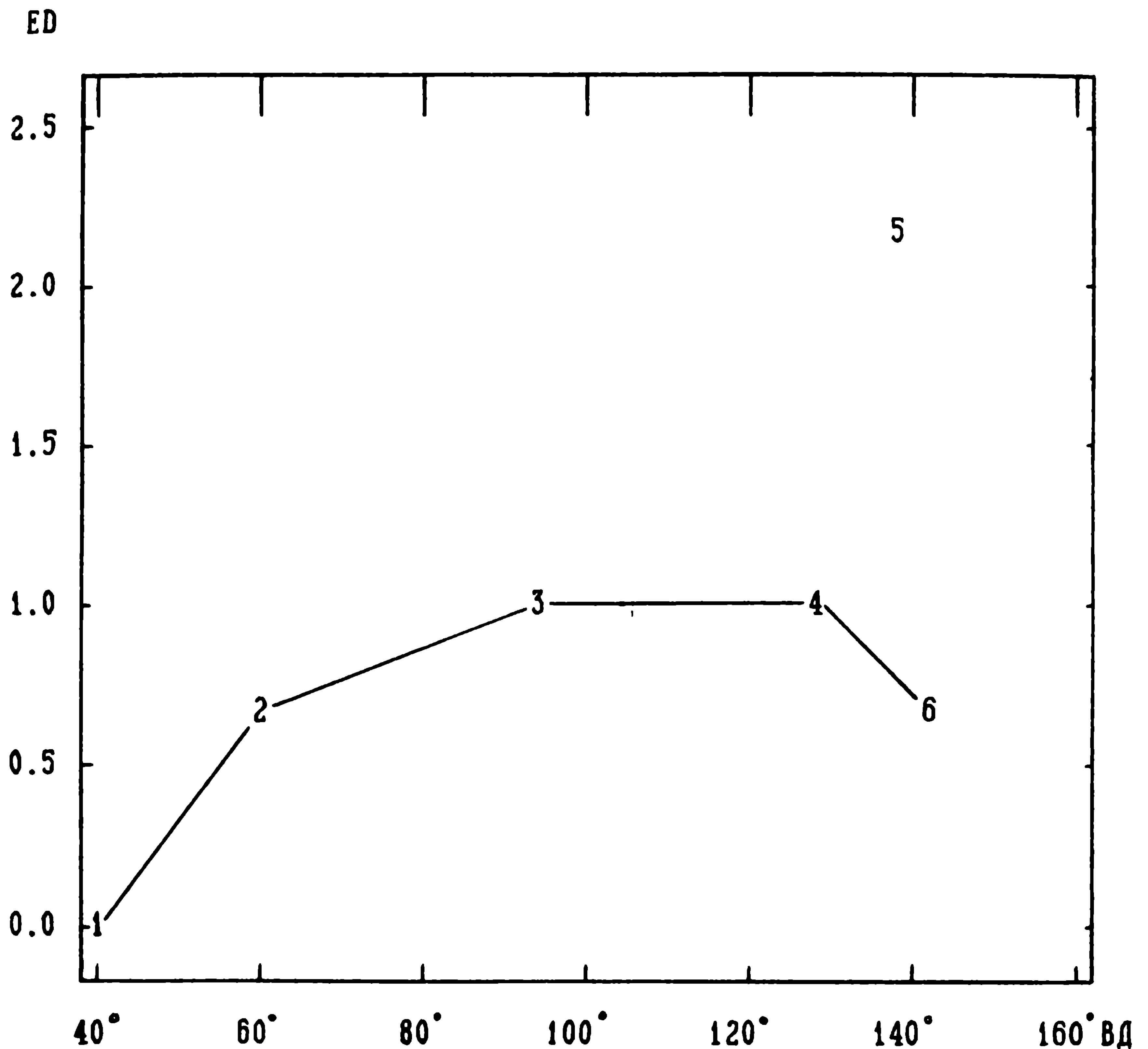


Рис. 12. Географическая (градусы ВД) и морфологическая (ED — нормализованная евклидовая дистанция, см. табл. 1) удаленность выборок поздневалдайских (сартанских) *Lepus tanaiticus* от типового подвида из лёссовых отложений Костенок:

1 — Костенки, *2* — Бобылек, плейстоцен; *3* — Афонтова гора 2; *4* — р. Алдан, *5* — р. Адыча; *6* — Берелех

Fig. 12. Geographical (degrees of Eastern longitude) and morphological (ED — normalised euclidean distance, Tabl. 1) distances of Late Valdaiian (Sartanian) samples of *Lepus tanaiticus* from the type subspecies from loess deposits of Kostenki:

1 — Kostenki, loess, *2* — Bobylek, Pleistocene, *3* — Afontova gora 2, *4* — Aldan River, *5* — Adycha River, *6* — Berelekh

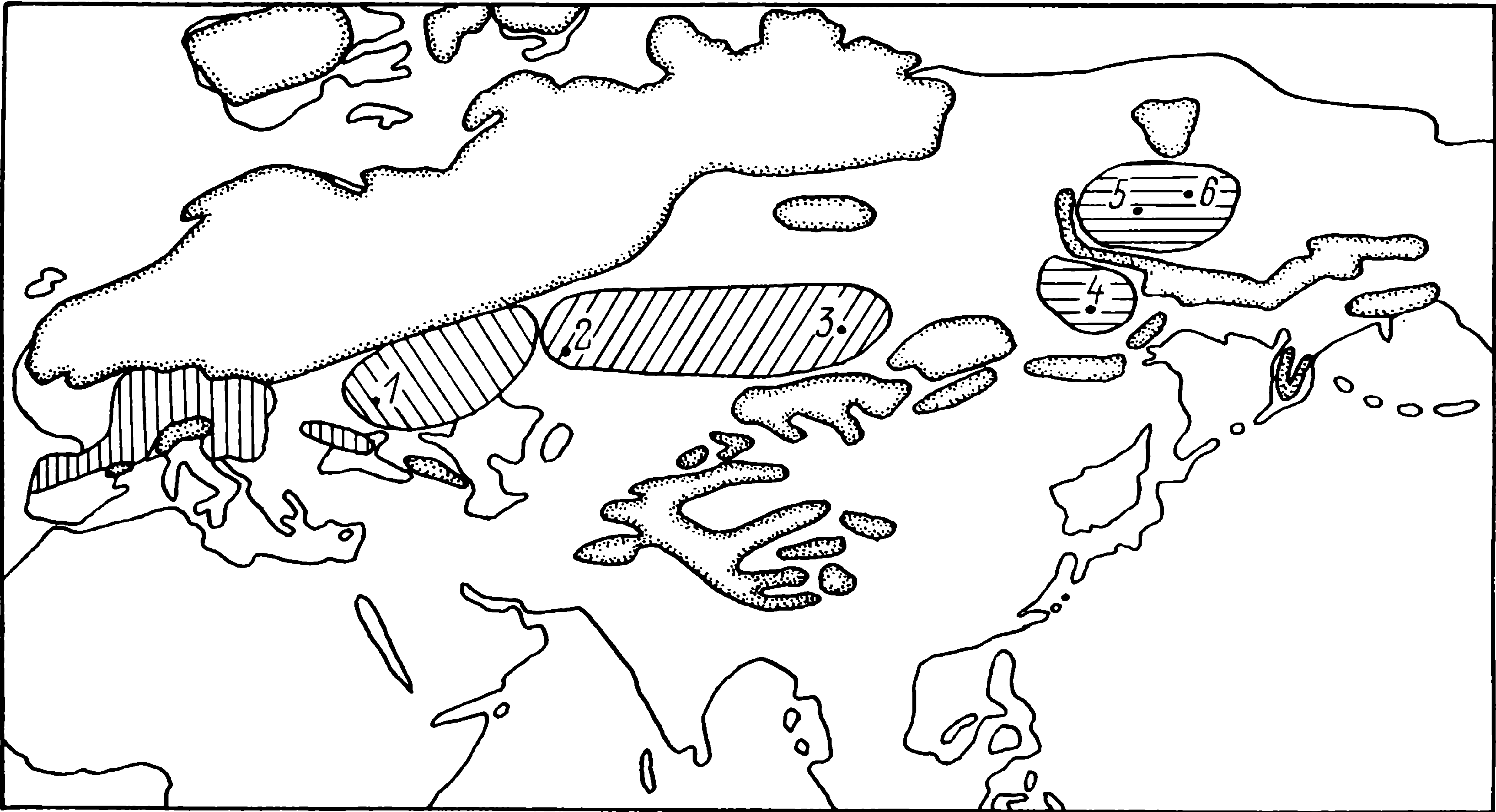


Рис. 13. Распространение *Lepus timidus* подвидов *Lepus tanaiticus* в поздневалдайское (сартанское) вре

a — *L. timidus*, *b* *L. tanaiticus tanaiticus*, *c* — *L. tanaiticus* subsp?, *d* *L. tanaiticus vereschagini* ssp
Основные местонахождения *L. tanaiticus*: *1* — Костенки, *2* — Бобылек, *3* — Афонтова гора 2, *4* Дюктаи и р. Алдан, *5* р. Адыча, *6* — Берелех

Fig. 13. Distribution of *Lepus timidus* and subspecies of *Lepus tanaiticus* in Late Valdaii (Sartanian) ti

l *l* *naiticus* subsp? *l tanaitic*

Таблица 19. **Размеры таранной (astragalus), пяточой (calcaneus) и ладьевидной (naviculare) костей у Lepus tanaiticus северной Якутии**

Table 19. **Measurements of astragalus, calcaneus and navicular bones of Lepus tanaiticus from Northern Yakutia**

Промеры,	О. Большой Ляховский			Р Кондратьева			Берелех		
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm$ м
Таранная кость									
Длина наибольшая	47	15.7—18.3	17.0т0.11	11	16.5—17.7	17 1±0.14	4	16.8—18.2	17.7±0.31
Ширина блока	48	6.7—8.3	7.4±0.06	12	7.2--8.0	7.5±0.07	4	7.1—8.1	7.6±0.22
Передне-задний диаметр суставной головки для сочленения с naviculare	48	5.5—7.7	6.8±0.08	11	6.7—8.0	7.2±0.10	4	7.0—7.4	7.3±0.10
Пяточная кость									
Длина наибольшая	34	30.6—35.7	34.0±0.19	4	33.1—34.5	33.7±0.33	19	32.4—35.6	34.4±0.26
Ладьевидная кость									
Длина наибольшая	8	11.5—12.8	12.0±0.17	2	11.5, 13.5	—	5	12.1—13.3	12.7±0.22
Передне-задний диаметр	7	11.2—12.6	11.8±0.20	2	12.0, 12.0	—	5	12.6—13.1	12.8±0.11

Таблица 20. **Размеры таранной (astragalus) и пяточной (calcaneus) костей у Lepus tanaiticus южной Якутии и Красноярского края**

Table 20. **Measurements of astragalus and calcaneus of Lepus tanaiticus from Southern Yakutia and Krasnoyarsk Region**

Промеры,	Дюктай			Р Алдан			Афонтова гора 2			Бирюса	Коровий лог 2		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	*n*=1	*n*	lim	*M*±*m*
Таранная кость													
Длина наибольшая	2	16.0, 16.0	—				6	15.6—17.1	16.7±0.27	17.4	1	17.1	
Ширина блока	2	6.0, 7.1	—				6	7.3—8.2	7.7±0.14	8.2	1	7.7	
Передне-задний диаметр суставной головки для сочленения с naviculare	2	5.6, 6.0	—				6	6.7—7.3	7.0±0.09	7.1	1	7.2	
Пяточная кость													
Длина наибольшая	3	30.1—31.5	30.7±0.43	7	32.3—35.3	33.9±0.36	28	30.8—35.5	32.9±0.19	34.2	3	19.7—21.0	20.4±0.31

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова З. А. Палеолитическое поселение Красный Яр на Ангаре (верхний комплекс) // Древние культуры Приангарья.— Новосибирск, 1978. С. 7—34.

Абрамова З. А. Палеолит Енисея. Кокоревская культура.— Новосибирск, 1979. 199 с.

Абрамова З. А., Астахов С. Н., Васильев С. А., Ермолова Н. М., Лисицин Н. Ф. Палеолит Енисея.— Л., 1991. 158 с.

Аверьянов А. О. Строение P/3 позднеплейстоценового донского зайца, Lepus tanaiticus Gureev, 1964 // VI координац. совещ. по изуч. мамонтов и мамонт. фауны, Ленинград, 14—16 мая 1991: Тез. докл.— Л., 1991. С. 6—7.

Аверьянов А. О. Морфотипическая изменчивость черепа и зубов у восточноазиатских видов рода Lepus (Lagomorpha, Leporidae) // Зоол. журн., 1994. Т 73. Вып. 1. С. 132—139.

Аверьянов А. О., Кузьмина И. Е. Донской заяц, Lepus tanaiticus Gureev, 1964 из палеолитических стоянок Костенки // Труды Зоол. ин-та РАН, 1993. Т 249. С. 66--92.

Агаджанян А. К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы // Териофауна плейстоцена.— М. 1972. С. 24—69.

Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири (по фауне млекопитающих) // Труды Геол. ин-та АН СССР, 1961. Т 48. 183 с.

Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим).— М., 1977. 172 с.

Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих эпохи мамонта п-ва Таймыр // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1959. Т. 64. Вып. 5. С. 5—16.

Верещагин Н. К. Берелехское «кладбище» мамонтов // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1977. Т. 72. С. 5—50.

Гарутт В. Е. Фауна неолитической стоянки Куллаты // Ленские древности. Вып. 3.— М.—Л., 1950. С. 178—185.

Громов В. И. Геология и фауна палеолитической стоянки Афонтова гора II // Труды Комисс. по изучен. четвертичн. периода. Т. 1. 1932. С. 145—184.

Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит) // Труды Ин-та геологич. наук, 1948. Вып. 64 (геол. серия, № 17). 521 с.

Громов И. М. Материалы по истории фауны грызунов нижнего Урала и северного Прикаспия // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1957. Т. 22. С. 192—245.

Лазарев П. А. Томская А. // Млекопитающие и биостратиграфия позднего кайнозоя Северной Якутии. - Якутск, 1987. 170 с.

Мочанов Ю. А. Древнейшие этапы заселения человеком северо-восточной Азии.— Новосибирск, 1977. 263 с.

Придатко В. И. Первая находка ископаемого зайцеобразного на о. Врангеля // Вестник зоологии, 1990. № 6. С. 58.

Романовский Н. Н. О строении яно-индигирской приморской аллювиальной равнины и условия ее формирования // Мерзлотные исследования. Вып. 2.— М., 1961. С. 129—138.

Смирнов Н. Г Ражев Д. И., Тихонова Н. Р., Чаиркин С. Е. Грот «Бобылек» новый многослойный палеонтологический и археологический памятник на Урале // VI координац. совещ. по изуч. мамонтов и мамонт. фауны, Ленинград, 14—16 мая 1991: Тез. докл.— Л., 1991. С. 52—54.

Черский И. Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирскою экспедициею 1885—1886 гг. // Зап. Импер. Акад. наук, 1891. Прилож. к т. 65, № 1, 706 с.

Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северовостока СССР и Северной Америки.— М., 1971. 309 с.

Шер А. В., Вирина Е. И., Зажигин В. С. Стратиграфия, палеомагнетизм и фауна млекопитающих плиоцен-нижнечетвертичной толщи в низовьях Колымы // Докл. АН СССР, 1977. Т. 234. № 5. С. 1171--1175.

Summary

A. O. Averianov

LATE PLEISTOCENE HARE, LEPUS TANAITICUS (LAGOMORPHA, LEPORIDAE) OF SIBERIA

Remains of hares, a total of 976 bones, identified as *Lepus tanaiticus* have een studied from Late Paleolithic layers of sites Afontova Gora 2, Biryusa, Bugach, orovii Log (Krasnoyarsk Territory), Dyuktai, Berelekh (Yakutia) and from Late leistocene deposits of Edoma Formation (Zyryanian glacial) of the coast of the ast-Siberian Sea and Bolshoi Lyakhovskoi Island and Sartanian deposits of Adycha nd Aldan rivers. A new subspecies *L. tanaiticus vereschagini* ssp. n. has been escribed from sites of Berelekh, Dyuktai, Aldan and Adycha rivers. Hares from enisei sites area probably belong to another subspecies to which remains of the are from the Bobylek Grotto in the South Urals (Late Pleistocene and Holocene) nay belong. Remains of *L. tanaiticus* from Zyryanian deposits of Bolshoi yakhovskoi Island and East Siberian Sea coast have not been identified to a ubspecies.

ISSN 0206—0477 ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ
СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 569.614:550.93

Л. Д. Сулержицкий

Геологический институт РАН, Москва

ЧЕРТЫ РАДИОУГЛЕРОДНОЙ ХРОНОЛОГИИ МАМОНТОВ (MAMMUTHUS PRIMIGENIUS) СИБИРИ И СЕВЕРА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Предпринята попытка интерпретации списка радиоуглеродных датировок остатков мамонтов для территории Северной Евразии (как южнее, так и севернее Полярного круга) Датировки были получены в Геологическом институте РАН или отобраны из литературы. Всего проанализированы 188 дат (даны в приложении). Основываясь на надежности датировок и относительной равномерности распределения их во времени, делается заключение о некоторых флуктуациях ареалов животных в позднем плейстоцене — от >52000 лет назад и до начала голоцена. В целом, видимо, мамонты существовали на территории находок их остатков в течение всего рассматриваемого времени.

ВВЕДЕНИЕ

Со времени начала применения радиоуглеродного метода ведется датирование остатков плейстоценовых млекопитающих, среди которых мамонты занимают ведущее место. Прошло уже 30 лет со времени публикации работы Гейнца и Гарутта (1964), в которой был приведен ряд дат по сибирским мамонтам. К настоящему времени для Сибири удалось подобрать представительную коллекцию радиоуглеродных датировок мамонтов (см. приложение), как по литературным данным, так и по датам, полученным в лаборатории геохимии изотопов и геохронологии Геологического института РАН автором, применявшим сцинтилляционный метод счета радиоактивности углерода. Эти даты даны по константе У Либби с индексом ГИН-. Остеологический материал определяла большей частью Э. А. Вангенгейм (ГИН РАН) Собранные датировки, полученные в основном при анализе коллагена кости, позволяют проследить некоторые хронологические и географические особенности существования мамонтов.

СОСТАВЛЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ ДАТ

Многие исследователи считают даты по костям малонадежными. Так, например, Стюарт (Stuart, 1991) в своей сводке по позднеплейстоценовым млекопитающим Северного полушария вообще исключает радиоуглеродные датировки по костям, превышающие 30 тыс. лет, ссылаясь на общепринятое мнение о ненадежности таких датировок.

Наш же опыт позволяет использовать ископаемые кости как наиболее надежный материал получения радиоуглеродных дат для территории Голарктики, дающий в серийных анализах валидные датировки, вплоть до «запредельных», т. е. более 50 тыс. лет. Обоснование этого положения уже давалось ранее, равно как и описание применявшегося варианта солянокислой методики выделения из кости углерода для датирования (Лавров, Сулержицкий, 1992).

При отборе объектов датирования мы брали остатки животных независимо от их привязки к структуре геологических или археологических местонахождений. К сожалению, на существующем уровне палеонтологического изучения фрагментарного остеологического материала, каковым большей частью являлись объекты датирования, получить для сравнительного рассмотрения какие-либо параметры индивидуальных особенностей физического строения (макро- или микроскопического) датируемых животных нереально. Тем не менее, каждый остаток несет в себе информацию о времени существования животного, а географическая точка местонахождения — и о месте его гибели.

Геоморфологическое положение точек находок, а также сохранность костей, их принадлежность к целым или частям скелета, большей частью позволяют исключить возможность значительного переноса материала. Видимо, дальний перенос трупов возможен только великими реками Сибири и только в половодье. Дальность переотложения остатков животного (по сравнению с областью его обитания) очень невелика и не может реально исказить границы былого ареала. Найденные в захоронении кости — ничтожная часть остатков огромного количества погибших животных, поэтому вероятность попадания в наши руки фрагментов отдельных млекопитающих, оказавшихся за пределами своего обычного ареала, исчезающе мала.

Для коллекции от одного индивидуума брали одну дату. Для относительно длительно существовавших археологических объектов, имеющих ряд дат, большей частью отбирали крайние, иногда делали выборку из большого числа дат. Материал поступал из различных источников.

Исходя из соображений, что собранные даты большей частью валидны, т. е. их точность характеризуется приведенными доверительными интервалами и определяет время, когда жили живот-

ные, они использованы для хронологических построений, дающих возможность представить (в весьма общих чертах) историю мамонтов на указанной территории.

РАССМОТРЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ

Количество существующих в захоронениях ископаемых остатков определено первоначальной численностью животных и тафономическими закономерностями, но о параметрах этих факторов мы можем только догадываться. Подбор объектов для датирования также определялся сочетанием разнообразных обстоятельств. К тому же существует опасность возникновения систематических ошибок при датировании. Все это так или иначе должно отразиться в характере распределения полученных дат на матрице «радиоуглеродное время — территория» и так же, как и оценка надежности собственно дат, указывать на степень достоверности полученных выводов (и, в конечном счете, дат).

Если территория, на которой проводится датирование, была некоторое время равномерно заселена мамонтами, и количество их ископаемых остатков в какой-то мере соответствует первоначальной численности животных, то при повсеместном сборе материала и достаточно большом количестве дат по нему мы (для каждого региона этой территории) должны получить даты всех обитавших там в разное время групп животных. Чем больше дат, тем больше может быть локализовано таких регионов и тем лучше их распределение во времени будет отражать хронологическую структуру всего существующего в захоронении материала. Хотя количество дат в коллекции невелико, все же, поскольку набор датированных объектов можно считать случайным, они пригодны для того, чтобы проследить некоторые крупномасштабные закономерности позднеплейстоценовой истории мамонтов. Это подтверждается весьма равномерным распределением дат по гистограммам (рис. 1) с некоторыми, очевидно, статистически значимыми флуктуациями их численности во времени, что будет рассмотрено позже.

Область распространения остатков мамонта (одного из крупнейших наземных млекопитающих в позднечетвертичное время) захватывала высокие широты Северного полушария и пространства Сибири с суровым климатом. Можно предполагать, что для того, чтобы существовать на относительно бедных кормовыми ресурсами территориях, мамонтам для сбора пищи необходимо было постоянно передвигаться на больших пространствах, поэтому правомерно предполагать как высокую экологическую пластичность вида, так и вероятность существования популяций с различной тактикой перемещения — от практически оседлых групп до зверей, совершавших дальние трансширотные миграции. Это может сделать ареалы отдельных популяций весьма специфичными. Следует учитывать также высокую вероятность того, что

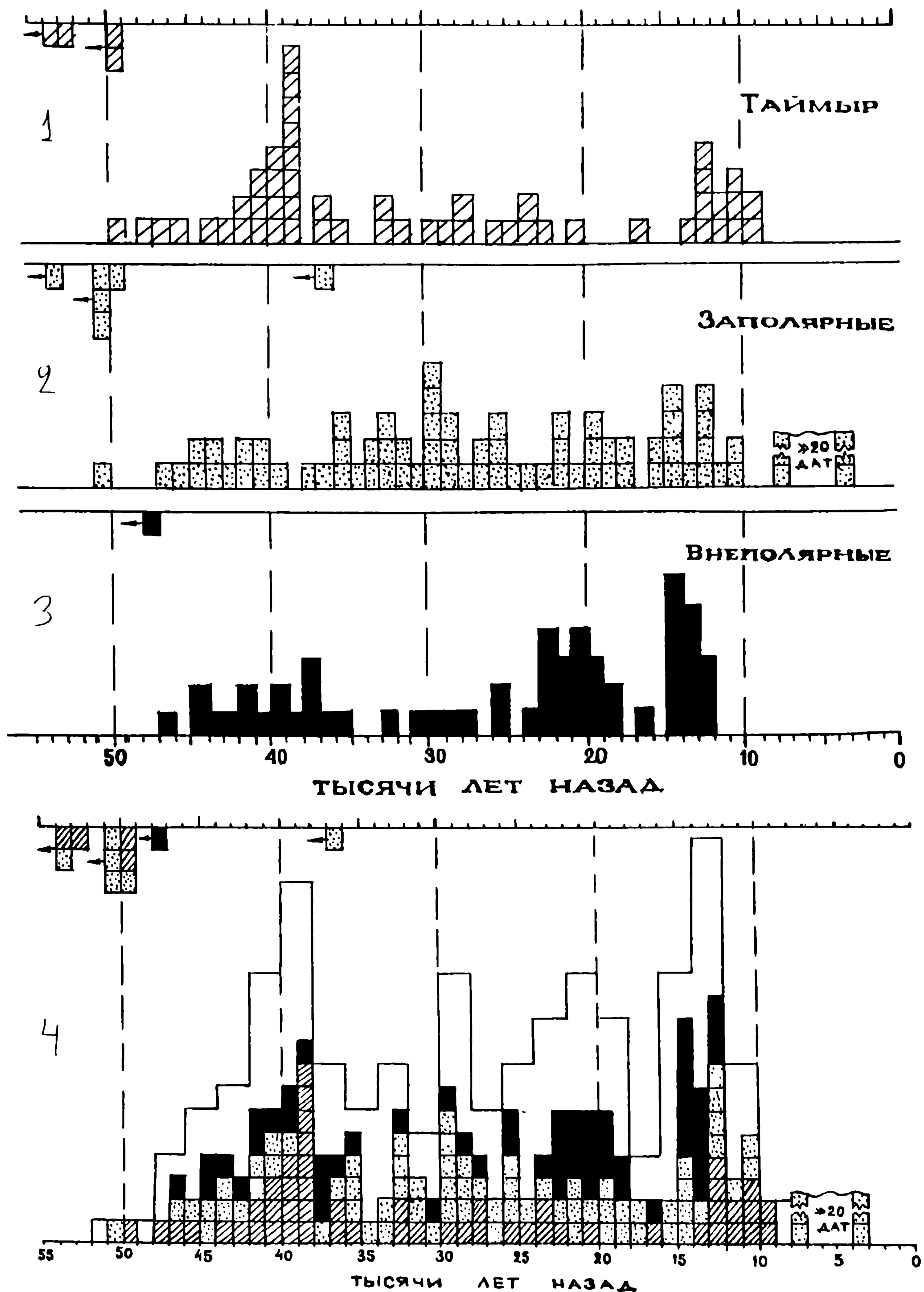


Рис. 1. Гистогра. радиоуглеродных датировок географичес регионам:

1 Таймыр, *2* — остальные заполярные области *3* внеполярные области, *4* м региона с агом по одной и две тысячи лет (контур гистограммы) *Прямоугольник* *он же* *стрелкой* «запредельная» дата

Fig. 1. Histogramms of radiocarbon dates of mammoth bones according to geographic regions:

1 Taimyr Peninsula, *2* other polar regions *3* extra-polar regions, *4* total dates given spaced by one and two thousands years (contour of histogram) Rectangle is one date, rectangle with arrow is a date lying beyond radiocarbon datin

миграционные пути были обусловлены распределением по территории пищевых ресурсов, а также предполагаемой возможностью повышения плодородия тундровых пастбищ при систематическом выпасе (Зимов, Чупрынин, 1991) и антропогенным прессингом близ южных границ сезонных миграций. Однако перейдем, с учетом всего сказанного, к рассмотрению коллекции дат.

На рис. 2 приведена географическая привязка всех точек отбора датированных остатков с хронологической градацией по 10 тыс. лет. Меньшее количество дат в более южных районах объясняется, видимо, не только слабо налаженными связями со сборщиками материала, пригодного для датирования. Немаловажен фактор личного коллекционирования в более населенных районах, а также отсутствие доступных коллекций. Склонность к коллекционированию проявляется и у жителей Крайнего Севера. Здесь вокруг охотничьих и рыбопромысловых поселений нередко можно найти множество принесенных сюда ископаемых костей.

Приведенная на рис. 2 схема дает представление о распределении местонахождений на территории, но неудобна для рассмотрения дат во времени. Нужна более дробная возрастная градация, так как время, необходимое для изменения ареалов крупных животных (скорость их реакции на изменения природной среды), видимо, короче, чем разрешающая по времени чувствительность радиоуглеродного метода (особенно это касается древних дат) и, несомненно, быстрее реакции ботанических объектов, имеющей к тому же иной характер.

Для хронологического рассмотрения материала вернемся к рис. 1, где представлены гистограммы с шагом по 1 тыс. лет, который близок к средней разрешающей способности метода, большей для молодых дат и несколько меньшей для древних. Гистограммы характеризуют три региона: 1) наиболее северный выступ континентальной суши Северного полушария — п-ов Таймыр, для которого имеется много дат. Здесь мамонты находились вблизи северной границы своего существования и поэтому должны были быть наиболее чувствительными к изменениям климатических условий и, в то же время, для них были возможны дальние миграции на юг; 2) все остальное Заполярье и 3) внеполярную (южнее Полярного круга) часть ареала мамонта, для которой имеются даты. Как отмечено выше, на всех трех гистограммах даты распределены достаточно равномерно во времени. Это, видимо, указывает на то, что в рамках рассматриваемого времени от 50 до 10 тыс. лет назад (т.л.н.), крупных смещений по направлению север—юг ареал мамонта в целом не претерпевал, несмотря на имевшиеся тогда значительные изменения климата. Есть основания считать, что в целом мамонты все это время жили на всей области находок их ископаемых остатков.

Обратимся к явным неравномерностям распределения дат. Так, на первой гистограмме резко выделяется большое количество находок с возрастом 40—38 т.л.н. На Таймыре, если судить

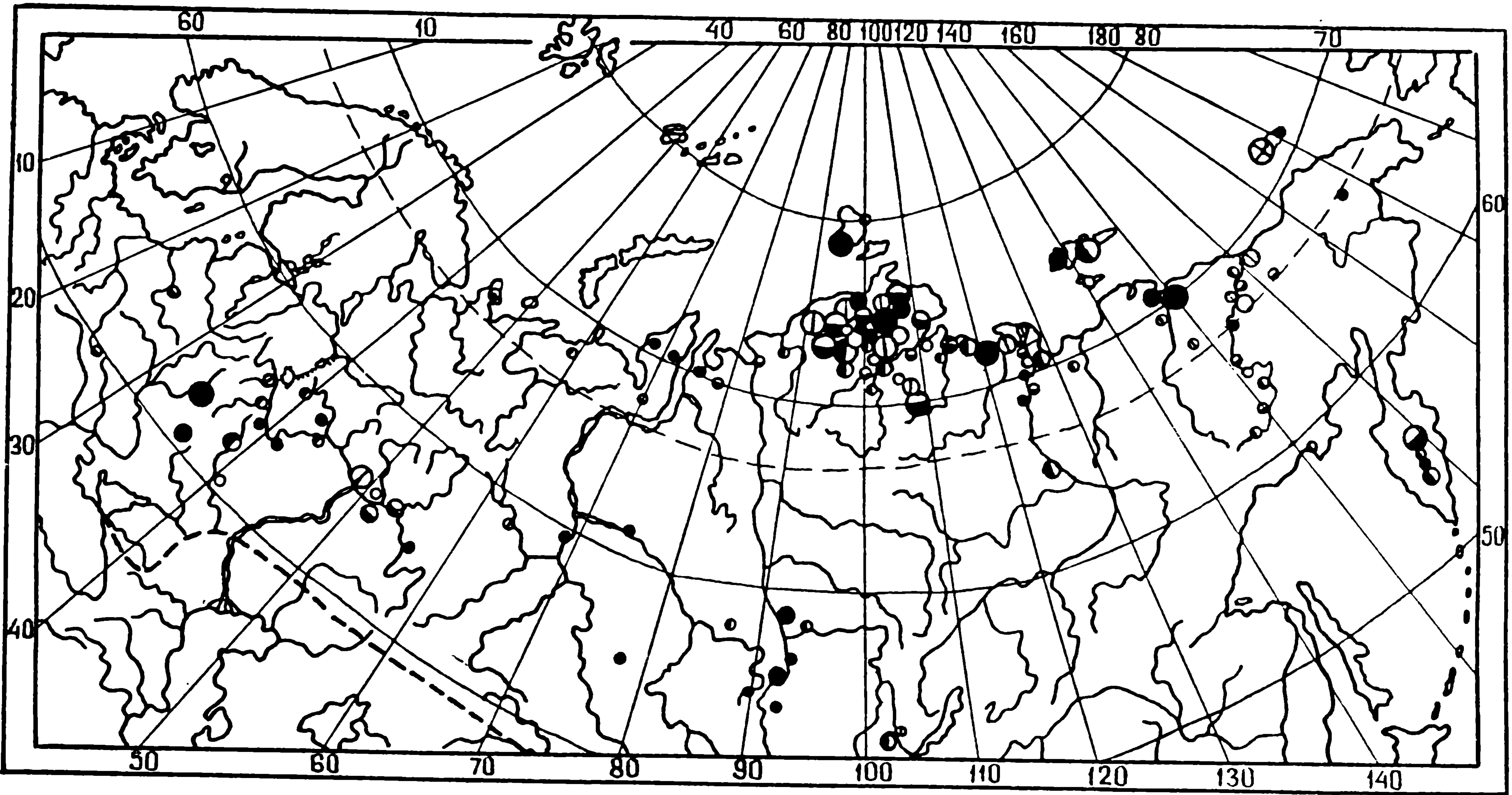


Рис. 2. Местонахождения датированных остатков мамонтов (см. приложение):

1 — 1—3 даты из близко расположенных местонахождений; *2* — голоценовые даты о. Врангеля; *3* — моложе 20 тыс. л.; *4* — от 20 до 30 тыс. л., *5* — от 30 до 40 тыс. *6* — от 40 до 50 тыс. л. *7* — древнее 50 тыс. л., *8* — южная граница ареала мамонта (по Лавров, Сулержицкий, 1992)

Fig. 2. Distribution of dated mammoth remains (see Appendix):

dates from neighboring sites; *2* — Holocene dates of Wrangel Island; *3* — younger 20.000 B.P.; *4* — 20 000—30.000 B.P. *5* — 30 000—40 000 B.P. *6* — 40.000—50.000 B.P. *7* — older 50.000 B.P.; *8* — south boundary of mammoth range (according to Лавров, Сулержицкий, 1992)

по появлению тогда черных торфяников, — это время потепления и, как следствие, оптимизации тафономических условий в связи активизацией поверхностных эрозионных процессов. Вероятно и увеличение численности животных, обусловленное улучшением кормовой базы. Представляется, что артефактом это быть не может, так как для получения дат в узком интервале необходимо строго дозированное загрязнение углерода более древних образцов «молодым» углеродом, что весьма маловероятно. Недозированное загрязнение дало бы размыв пика, а последний наблюдается только для образцов с Таймыра, датировавшихся так же, как и остальные, — т. е. в течение ряда лет. Узость пика этой флуктуации, видимо, можно принять как еще одно доказательство надежности древних датировок. Возможно, что в это время Таймыр был лучшим местом для жизни мамонтов, кстати наиболее крупных, если судить по размерам их бивней.

На той же гистограмме по ходу времени от 20 до 17 т.л.н. даты отсутствуют, да и на весь отрезок от 22 до 14 т.л.н. приходятся всего две даты. Отложения данного абсолютного возраста, определенного по растительным остаткам, на Таймыре развиты. Как статистическая флуктуация эта аномалия распределения дат маловероятна и, видимо, является природным феноменом. Для его рассмотрения обратимся к рис. 3, где, помимо всех таймырских дат, приведены датировки мамонтов с Енисея и лошадей с Таймыра. Тафономическими причинами (невозможностью захоронения костей) объяснить указанный хиатос в датах нельзя, так как даты по костям лошадей в предшествовавшее время на Таймыре есть, хотя вскоре они исчезают. Следует отметить, что остатки лошадей тщетно разыскивались нами в более молодых отложениях. Интересно, что именно на временной отрезок, для которого датировки таймырских мамонтов отсутствуют, приходится большинство дат мамонтов из области верхней части Среднего Енисея. Создается впечатление, что в холодное (сартанское) время мамонты обитали в Средней Сибири в более южных районах, хотя не покидали Заполярья в других местах. Скорее всего, при дальних сезонных миграциях им не надо было уходить летом далеко на север, на Таймыр. Они находили для себя оптимальные условия существования на Среднем Енисее, где их остатки часто связаны со стоянками древнего человека. Следует отметить, что для данного отрезка холодной фазы позднего плейстоцена есть датировки с Новосибирских островов и Северной Земли, но, возможно, это были животные островных популяций, которые не смогли мигрировать на юг, но имели возможность существовать на севере.

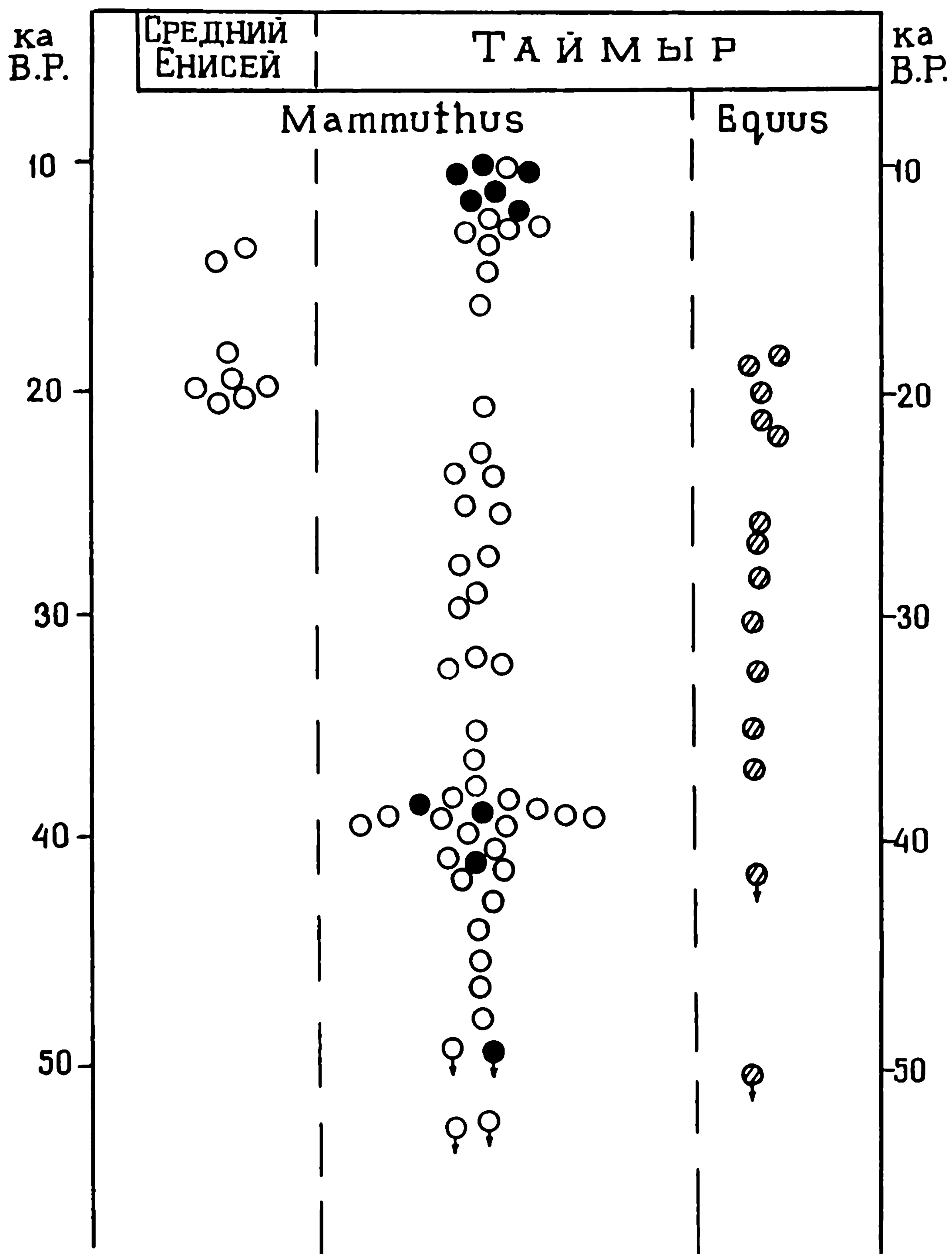


Рис. 3. График распределения во времени радиоуглеродных дат мамонто лошадей Таймыра и мамонтов бассейна Среднего Енисея

Залитые кружочки — скопление остатков одного животного

Fig. 3. Temporal distribution of radiocarbon dates of mammoth and horses remains from Taimyr Peninsula and mammoth bones from the Middle Yenisei River basin

Filled circles marks accumulated remain from one individual

КОНЕЦ СУЩЕСТВОВАНИЯ МАМОНТОВ

На рис. 4 приведено географическое расположение находок, давших даты в пределах последних 14 тыс. лет (по радиоуглеродной шкале). Они показывают наиболее позднее время существования мамонтов на Евразиатском континенте, закончившееся, видимо, в самом начале голоцена. Если даты в 14—12 т.л.н., правда немногочисленные, расположены по всему былому ареалу вида, то датировки моложе 12 т.л.н. встречены только в глубоком Заполярье.

Завершающее плейстоцен потепление, гнавшее мамонтов на север, и, возможно, морская трансгрессия, теснившая их на юг, резко сократили пригодную для жизни животных территорию в арктической зоне Евразии. Исчезновению последних изолированных групп мамонтов на континенте могли способствовать первобытные охотники. Однако потепление климата вызвало резкую интенсификацию таберальных процессов (таяние мерзлоты) и солифлюкцию, которые привели к значительной перестройке поверхности земли криолитозоны и тем самым, вероятно, стерли следы причастности человека к этому злодеянию. О масштабах такой перестройки можно судить хотя бы по тому, что на просторах севера Сибири до сих пор нигде не найдено следов движения из Восточной Европы на север мезолитических людей, живших на о. Жохова в архипелаге Де-Лонга 8 т.л.н. (Pitulko, Makeyev, 1991)

Вкратце рассмотрим удивительный феномен голоценовых мамонтов о. Врангеля. Практически весь остеологический материал по ним собран С. Л. Вартаняном. По сборам 1989—1990 гг получены в НИИ географии ЛГУ первые даты, доложенные весной 1991 г. на X чтениях памяти академика В. Н. Сукачева и позднее опубликованные (Вартанян и др., 1992). Наша лаборатория также принимала участие в датировании материалов последующих сборов. Из этих дат в приложении приведена одна плейстоценовая и две голоценовых. Последние взяты как крайние во временном ряду. Интересно, что и весь массив голоценовых дат, насчитывающий на сегодняшний день более сорока, существенно не выходит за пределы этого ряда и достаточно равномерно распределен внутри него.

Пока не объяснено, откуда на острове появились мамонты после 8 т.л.н. как уже сложившаяся мелкая форма (Vartanyan et al., 1993) До этого, судя по имеющимся данным, они здесь отсутствовали более 4 тысяч лет. Маловероятно, что при имеющемся количестве дат середины голоцена за счет каких-то причин (тафономических?) не найдено ни одного остатка мамонта с возрастом 12—8 т.л.н., если в это время звери на острове жили. Это также маловероятно, как если бы на Таймыре, где уже имеется более 50 датировок мамонтов и нет ни одной моложе 9670 лет, при сходных с о. Врангеля тафономических условиях, обнаружились

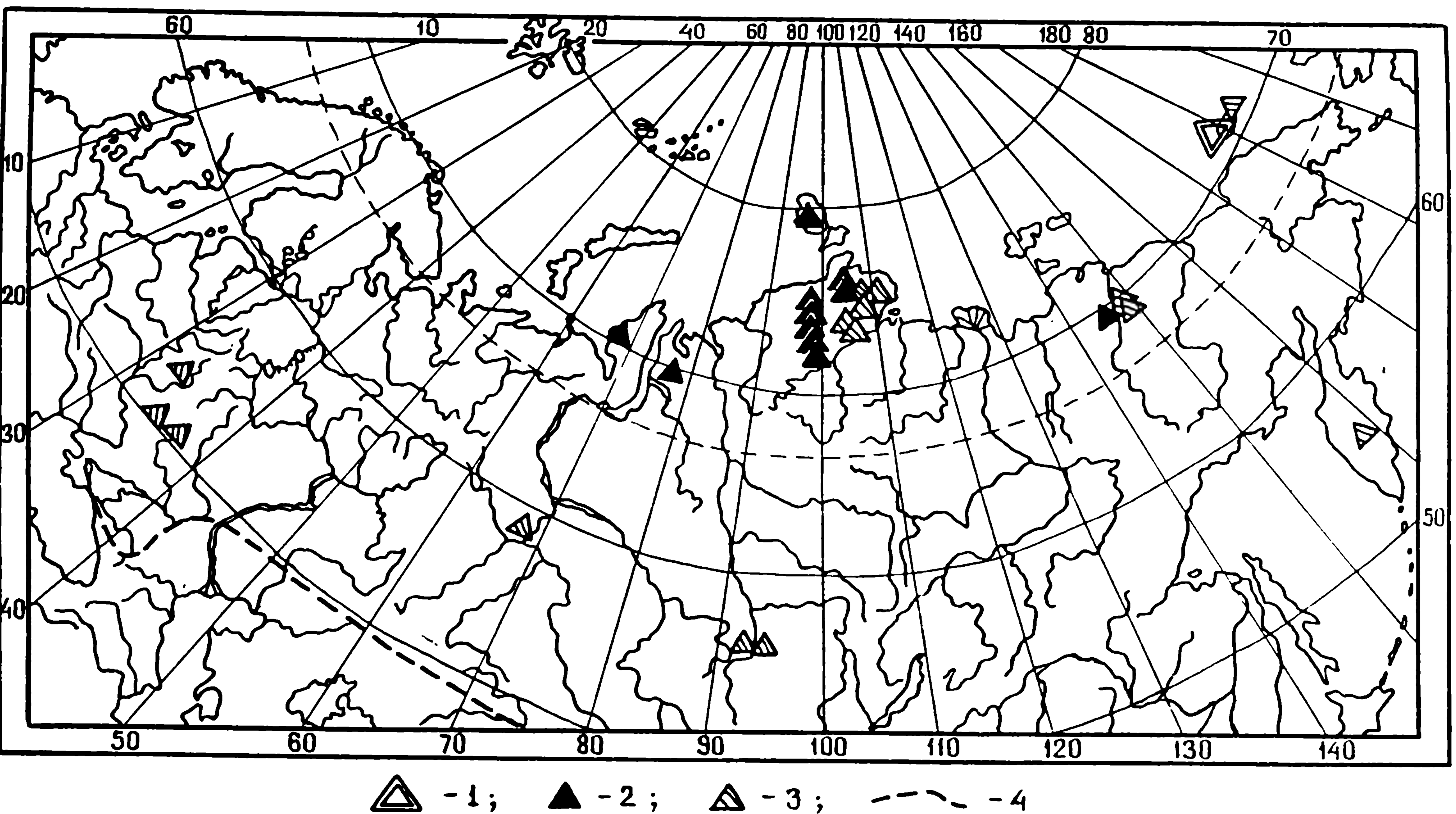


Рис. 4. Местонахождения остатков мамонтов, датированных моложе 14 000 лет:
1 — моложе 8 тыс л , *2* — от 9 до 12 тыс *3* — от 12 до 14 тыс л *4* южная граница ареала м.

Fig. 4. Sites with mammoth remains having dates younger than 14 000 B.P.
1 — younger 8 000 B P *2* — 9 000 12 000 B P *3* — 12 000 14 000 B P *4* south boundary of mammoth range

бы мамонты середины голоцена. Видимо, голоценовые мамонты отсутствуют и на всем континенте Евразии. Представляется, что на о. Врангеля мамонты попали после 8 т.л.н. из не связанного с континентом рефугиума, достаточно обширного для жизни популяции, но исчезнувшего под уровнем моря тогда же.

ПРОДОЛЖЕНИЕ РАССМОТРЕНИЯ КОЛЛЕКЦИИ МАМОНТОВ

Вернемся к гистограммам рис. 1. Здесь для Заполярья наблюдается повышенное число дат 29 т.л.н., но этот максимум менее контрастен, чем таймырский 38 т.л.н., и, видимо, без каких-либо дополнительных данных интерпретировать его преждевременно. На четвертой суммарной гистограмме наблюдается заметное падение числа дат для времени 35—33 и 32—30 т.л.н., что, в целом, коррелирует с представлениями о динамике биогеоценозов того времени так же, как отрезок от 18 до 15 т.л.н., имеющий самое низкое число дат (низкая численность животных и неблагоприятные тафономические условия?), и время от 15 до 12 т.л.н., имеющее самое высокое количество дат. Однако последний промежуток времени, предшествовавший резкому сокращению ареала животных и являющийся началом потепления, несколько перегружен датами со стоянок, как и время от 23 до 19 т.л.н. Это получилось, несмотря на жесткий отбор из скученных дат, происходящих из стоянок, тафономически чрезвычайно благоприятных, благодаря деятельности человека, и часто обильно датированных.

Привлечение информации о самих стоянках позволяет рассматривать даты по мамонтам в ином плане. Примером может служить верхнепалеолитическая стоянка Афонтова гора 2 (г. Красноярск) Здесь имеются даты по мамонтам из ряда культурных горизонтов в промежутке 13 930—13 350 л.н. В следующее тысячелетие они не заходят, хотя здесь получены датировки по костям бизона 12740±160 (ГИН-7671) и 12850±160 (ГИН-7670) Отсутствие мамонтов в верхних горизонтах Афонтовой горы отмечал еще Громов (1932), который всесторонне изучил большой объем остеологического материала. Весьма вероятной причиной раннего исчезновения мамонта на юге Сибири мог быть антропогенный пресс, поскольку изменение климата сместило ареал мамонта к северу по нашим данным (см. рис. 4) лишь на тысячу лет позже.

Время образования скоплений костей мамонтов, связанных с палеолитическими стоянками, смещается и по Восточной Европе, где на западе они наблюдаются, начиная с 28 т.л.н., и не отмечены после 22 т.л.н., но в это время они активно образовывались восточнее (стоянки Авдеево, Костенки; Soffer, Gamble, 1989). Позднее рукотворные скопления костей мамонтов обильно представлены в бассейне р. Десна, вплоть до XIII тысячелетия до наших дней. Рамки времени существования отдельных археологических объектов, датируемых по костям мамонта, узки не только по сибирским стоянкам Афонтова гора и Мальта, но и по многим европейским

индивидуальным объектам: они оказываются менее тысячи лет Видимо, реальное время существования поселений еще короче, учитывая статистическую природу радиоуглеродных дат. Соответственно, даже в наиболее насыщенное стоянками время 18—13 т.л.н. для последовательных временных срезов число стоянок со скоплениями костей мамонтов мало. Только когда будет получена достаточно полная хронология мамонтов на стоянках, мы сможем понять как преемственность стоянок (если она есть), так и степень взаимозависимости людей и мамонтов. Пока радиоуглеродный возраст мамонтов удовлетворительно изучен только для некоторых стоянок.

Оценки численности мамонтов у различных исследователей, исходящих из условий природной среды в позднем плейстоцене, различаются более, чем на порядок (см. Soffer, 1985) Учитывая изменчивость природной среды в то время, трудно говорить о каких-либо оценках в целом. Возможно, численность мамонтов была еще ниже имеющихся оценок в том случае, если они последовательно заселяли различные территории.

К сожалению, подходов к учету тафономических факторов для этого времени мы не имеем, тем более, что эпизодическое вмешательство человека увеличивало вероятность захоронения костей в десятки раз. Последнее делает даже большое количество находок, не имеющих датировок, мало информативными. Так, сводка по находкам костей мамонтов в бассейне р. Десна, учитывающая около 500 особей (Чубур, 1993), ничего не дает для понимания, в частности, динамики ареала мамонта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как мы пытались показать, рассмотрение даже небольшого количества датировок на матрице «радиоуглеродное время — территория» может дать новые подходы к пониманию истории существования животного и среды его обитания. Видимо, продолжение сбора надежных радиоуглеродных дат по остаткам плейстоценовых млекопитающих может использоваться как самостоятельный метод, дающий (в сочетании с иными данными по объектам датирования) принципиально новую разностороннюю информацию о деталях недавней истории эволюции биосферы.

Приложение

Список радиоуглеродных датировок остатков мамонтов
List of radiocarbon dates of mammoth remains

№	Дата	Лабор. номер	Местонахождение	Материал	Источник
1	3920±30	ГИН-6980	О. Врангеля	Бивень	
2	7710±40	ГИН-6995	О. Врангеля	Бивень	
3	9670±60	ГИН-1828	Р Нижняя Таймыра (Таймыр)	Бивень	
4	9860±50	ГИН-1495	Р Нижняя Таймыра (Таймыр)	Зуб	
5	10000±70	ЛУ-1153	Р. Юрибей (Гыдан)	Содержимое желудка	Арсланов и др. 1982
6	10100±100	ГИН-1489	Оз. Энгельгардт (Таймыр)	Зуб	
7	10300±100	ГИН-1828к	Р Нижняя Таймыра (Таймыр)	Кость	
8	10350±50	ГИН-6386	П-ов Ямал, р. Сеяха	Зуб	
9	10680±70	ГИН-3768	Р. Нганасанская (Таймыр)	Кость	
10	11140±180	ГИН-3067	Оз. Таймыр, зал. Байкура-Неру	Зуб	
11	11450±250	Т-297	Р Мамонта (Таймыр)	Мягкие ткани	Гейнц, Гарутт, 1964
12	11500±60	ЛУ-610	О. Октябрьской Революции (Северная Земля)	Бивень	Макеев и др., 1979
13	12000±130	ЛУ-149	Р Берелех, бас. р. Индигирка	Бивень	Арсланов и др., 1980
14	12100±80	ГИН-1783	Оз. Таймыр, п-ов Баскура	Кость	
15	12260±120	ГИН-2943р	Р. Северная (Таймыр)	Кость	
16	12450±120	ГИН-3242	Р. Северная (Таймыр)	Кость	
17	12570±80	МАГ-826	Р. Аччыгай-Алаиха, бас. р. Индигирка	Кость	Ложкин, 1984
18	12630±50	ГИН-3420	Р. Камчатка, яр Урц	Бивень	
19	12630±360	ГИН-4137	Пос. Елисеевичи Брянской обл.	Зуб	
20	12750±50	ГИН-6987	О. Врангеля	Бивень	
21	12780±80	ГИН-2677	Р. Бикада (Таймыр)	Кость	
22	12850±110	ЛУ-1055	Р Берелех, бас. р. Индигирка	Бивень	Арсланов и др., 1980
23	12860±90	СОАН-1283	Р. Иртыш, яр Березовский	Кость	Орлова, 1979
24	13340±240	ГИН-2758а	Р. Б. Балахня (Таймыр)	Кость	
25	13350±60	ГИН-7539	Г Красноярск	Кость	

№	Дата	Лабор. номер	Местонахождение	Материал	Источник
26	13680±60	ГИН-6209	Г Севск Брянской обл.	Бивень	
27	13700±400	МАГ-114	Р Берелех, бас. р. Индигирка	Мягкие ткани	Ложкин, Парий, 1976
28	13930±80	ГИН-7541	Г Красноярск	Кость	
29	13950±70	ГИН-5778	Г Севск Брянской обл.	Кость	
30	14100±400	ГИН-4139	Пос. Елисеевичи Брянской обл.	Зуб	
31	14240±160	СОАН-78	Волчья грива (Барабинская степь)	Кость	Фирсов, Орлова, 1971
32	14290±120	ГИН-2356	Р. Орья (Башкирия)	Бивень	
33	14340±50	ГИН-4115	Бас. р. Лена	Бивень	
34	14360±150	ГИН-2913	Д. Щатрище Рязанской обл.	Кость	
35	14380±70	ГИН-7289	П-ов Чукотка	Бивень	
36	14400±80	ГИН-7292	П-во Ямал, р Сеяха	Кость	
37	14590±140	ГИН-4136	Пос. Елисеевичи Брянской обл.	Зуб	
38	14700±500	ГИН-2593	Оз. Кинту Горьковской обл.	Зуб	
39	14800±50	ГИН-3518	Р. Улахан-Юрях, бас. р. Хатанга	Бивень	
40	15100±70	ГИН-5370	Р. Майн, бас. р. Анадырь	Бивень	
41	15420±110	ЛУ-1671	О. Котельный (Новосибирские о-ва)	Бивень	Макеев и др., 1989
42	16330±100	ГИН-3130	Р Б. Балахня (Таймыр)	Кость	
43	16850±120	ГИН-4138	Пос. Елисеевичи Брянской обл.	Зуб	
44	17500±300	ГИН-7576	Р. Парисенто (Гыдан)	Зуб	
45	17780±80	ГИН-5042	Р. Лена в нижнем течении	Зуб	
46	18300±200	ГИН-3727	Г Зарайск	Зуб	
47	18600±2000	ГИН-2862	Р. Енисей в среднем течении	Кость	
48	18680±120	ГИН-5046	Р. Бур, бас. р. Оленек	Бивень	
49	18700±100	ГИН-6099	Р. Амыдай, бас. р. Оленек	Бивень	
50	19270±130	ЛУ-654Б	О. Октябрьской Революции (Северная (Земля)	Бивень	Макеев и др., 1979
51	19500±200	ГИН-2859	Р. Енисей в среднем течении	Кость	
52	19700±200	ГИН-2861	Минусинская впадина	Бивень	

№	Дата	Лабор. номер	Местонахождение	Материал	Источник
53	19960±80	ГИН-3016	Р. Чулым	Кость	
54	19970±110	ЛУ-688	О. Октябрьской Революции (Северная Земля)	Зуб	Макеев и др., 1979
55	19990±110	ЛУ-1970	О. Котельный (Новосибирские о-ва)	Бивень	Макеев и др., 1989
56	20100±100	ГИН-2863	Р. Енисей в среднем течении	Бивень	
57	20100±300	ГИН-3017	Р. Енисей в среднем течении	Кость	
58	20200±100	ГИН-2860	Р Чулым	Кость	
59	20400±100	ГИН-3952	Р. Дудыпта (Таймыр)	Бивень	
60	20700±150	ГИН-7709	Р Белая, бас. р. Ангара	Кость	
61	20900±100	ГИН-5760	О. Фаддеевский (Новосибирские о-ва)	Бивень	
62	21300±400	ГИН-2224	Р Пахча, бас. р. Камчатка	Кость	
63	21260±310	ЛУ-786	Р. Лена в нижнем течении	Зуб	Шофман, 1980
64	21600±200	ГИН-6309	Р. Танон (Магадан)	Бивень	
65	21600±200	ГИН-7708	Р. Белая, бас. р. Ангара	Кость	
66	21630±240	ЛУ-1328	Быковская протока (дельта р. Лена)	Кость	Томирдиаро и др., 1984
67	21750±150	ГИН-5299Б	Р. Камчатка, яр Генералка	Бивень	
68	22000±200	ГИН-5574	Бас. р. Попигай	Зуб	
69	22000±300	ГИН-3698	Г Зарайск Московской обл.	Зуб	
70	22200±300	ГИН-3634	Пос. Костенки Воронежской обл.	Кость	
71	22600±300	ГИН-3633	То же	Кость	
72	22750±150	ГИН-3089	Оз. Таймыр, п-ов Баскура	Кость	
73	22800±300	ГИН-3632	Пос. Костенки Воронежской обл.	Кость	
74	23100±200	ГИН-3232	Р. Тюнг, бас. р. Лена	Кость	
75	23500±300	ГИН2763а	Р. Бедербо-Тарида (Таймыр)	Бивень	
76	23600±200	ГИН-5886	Среднее течение р. Ангара	Кость	
77	23800±400	ГИН-1296Б	Мыс. Саблера (оз. Таймыр)	Кость	
78	24000±1100	ГИН-7166	Пос. Кулар, бас. р. Омолон	Бивень	

№	Дата	Лабор номер	Местонахождение	Материал	Источник
79	24900±500	ГИН-2160	Оз. Таймыр, п-ов Баскура	Кость	
80	25000±300	ГИН-2463	Горьковская обл.	Кость	
81	25030±210	ЛУ-749Б	О. Октябрьской Революции (Северная Земля)	Кость	Макеев и др., 1979
82	25100±550	ЛЕ-612	Р Пясина (Таймыр)	Мягкие ткани	Зубаков, Кинд, 1974
83	25300±400	ГИН-6143	Низовье р. Кама	Зуб	
84	25300±600	ГИН-3502	Поб. м. Лаптевых	Кость	
85	25800±200	ГИН-4710Б	О. Фаддеевский (Новосибирские о-ва)	Бивень	
86	26000±1600	Мо-215	Пос. Чекуровка (нижняя Лена)	Кость	Зубаков, Кинд, 1974
87	26700±700	ГИН-1216	Р Гуля, бас. р. Маймеча	Бивень	
88	27300±200	ГИН-3836	Р. Логата (Таймыр)	Кость	
89	27500±300	ГИН-3929	Оз. Кубалах (Таймыр)	Бивень	
90	27500±300	ГИН-3505	Поб. м. Лаптевых	Кость	
91	27700±500	ГИН-5880	Стоянка Сунгирь Владимирской обл.	Кость	
92	28000±200	ГИН-4710	О. Фаддеевский (Новосибирские о-ва)	Бивень	
93	28400±300	ГИН-5696	Р Среднекан (верхняя Колыма)	Бивень	
94	28600±300	ГИН-3867	Р Колыма, яр Дуванный	Кость	
95	28800±600	ГИН-952	Р. Шренк (Таймыр)	Бивень	
96	28900±300	ГИН-5073	Р Анабарка, бас. р. Попигай	Бивень	
97	29020±190	ЛУ-1791	О. Котельный (Новосибирские о-ва)	Бивень	Макеев и др., 1989
98	29100±400	ГИН-4330	О. Фаддеевский (Новосибирские о-ва)	Кость	
99	29300±300	ГИН-7575	Большеземельская Тундра	Зуб	
100	29300±300	ГИН-6386А	П-ов Ямал	Кость	
101	29400±400	ГИН-3310	Р. Анабар	Бивень	
102	29500±300	ГИН-2155	Оз. Таймыр, п-ов Матуда	Бивень	
103	29600±500	ГИН-3234	Р. Тюнг, бас. р. Лена	Кость	
104	30000±300	ГИН-3415	Р. Камчатка, яр Большой	Бивень	

№	Дата	Лабор. номер	Местонахождение	Материал	Источник
105	30400±300	ГИН-6023а	Р. Б. Хамус-Юрях (ср. теч. р. Колыма)	Кость	
106	31500±2000	Т-170(3)	Р Лена в нижнем течении	Мягкие ткани	Гейнц, Гарутт, 1964
107	31800±500	ГИН-3240а	Р. Северная (Таймыр)	Кость	
108	31900±300	ГИН-5726	Р. Суалема, поб. м. Лаптевых	Кость	
109	32000±200	ГИН-3117	Р. Б. Балахня (Таймыр)	Кость	
110	32000±500	ГИН-2151	Оз. Таймыр, п-ов Матуда	Кость	
111	32100±900	МАГ-316	О. Б. Ляховский (Новосибирские о-ва)	Кость	Ложкин, 1977
112	32100±500	ГИН-6146	Низовье р. Кама	Зуб	
113	32300±400	ГИН-5074	Р. Попигай	Бивень	
114	32850±900	МАГ-1000	Бас. р. Пиркаинваям (Чукотка, Билибино)	Мягкие ткани	Ложкин и др., 1988
115	33500±1000	Т-298(2)	Р. Гыда (Гыдан)	Мягкие ткани	Гейнц, Гарутт, 1964
116	33800±500	ГИН-3861	Р. Колыма, яр Дуванный	Кость	
117	34500±300	ГИН-6475А	П-ов Ямал, р. Щучья	Бивень	
118	35000±500	ГИН-3821	Р Логата (Таймыр)	Кость	
119	35000±300	ГИН-3503	Поб. м. Лаптевых	Кость	
120	35100±1000	ГИН-6633	Г Старунь	Мясо из асфальта	
121	35800±1200	Т-171(2)	Быковская протока (дельта р. Лена)	Мягкие ткани	Гейнц, Гарутт, 1964
122	35800±2700	Т-169(3)	Р. Моховая (Енисейская губа)	Мягкие ткани	Гейнц, Гарутт, 1964
123	36000±500	ГИН-3425	Р. Камчатка, яр Николка	Эмаль с бивня	
124	>36000	ИЭМЭЖ	П-ов Канин	Бивень	Динесман, устн. сообщ.
125	36200±500	ГИН-3822	Р. Логата (Таймыр)	Бивень	
126	36600±500	ГИН-5751	Р Анабарка, бас. р. Попигай	Зуб	
127	36800±500	ГИН-3122	Р. Б. Балахня (Таймыр)	Бивень	
128	37000±500	ГИН-6141	Низовье р. Кама	Зуб	
129	37000±500	ГИН-5750	Р Семирискай, бас. р. Попигай	Зуб	
130	37300±1000	ГИН-6142	Низовье р. Кама	Зуб	

№	Дата	Лабор номер	Местонахождение	Материал	Источник
131	37600±400	ГИН-3231	Р Вилия, бас. Р. Неман	Зуб	
132	38000±1500	ГИН-942	Р Хатанга (Таймыр)	Бивень	
133	38300±600	ГИН-3817	Р Логата (Таймыр)	Кость	
134	38400±700	ГИН-3118	Р Б. Балахня (Таймыр)	Бивень	
135	38400±1000	ГИН-6148	Низовье р. Кама	Зуб	
136	38500±600	ГИН-3136	Р Бедербо-Тарида (Таймыр)	Кость	
137	38500±500	ГИН-2763Б	Р Бедербо-Тарида (Таймыр)	Зуб	
138	38800±400	ГИН-3476	Р Нему-Дика-Тарида (Таймыр)	Бивень	
139	38800±1300	ГИН-1491	Р Траутфеттер (Таймыр)	Бивень	
140	38900±600	ГИН-3831	Р. Логата (Таймыр)	Бивень	
141	39100±1000	ГИН-3120/П	Р. Б. Балахня (Таймыр)	Кость	
142	39200±700	ГИН-3121/П	Р. Б. Балахня (Таймыр)	Кость	
143	39300±500	ГИН-3071	Оз. Таймыр, зал. Байкура-Неру	Кость	
144	39400±1000	ГИН-3517	Поб. м. Лаптевых	Кость	
145	39570±870	ЛУ-718а	Р. Киргилях (верховья р. Колыма)	Мягкие ткани	Арсланов и др., 1980
146	39600±1600	ГИН-3411	Р. Кимитина, бас. р. Камчатка	Зуб	
147	39800±600	ГИН-3135	Р. Бедербо-Тарида (Таймыр)	Кость	
148	40100±500	ГИН-5726А	Анабарский зал.	Зуб	
149	40200±600	ГИН-3804	Р Логата (Таймыр)	Бивень	
150	40300±400	ГИН-5025	Р Анабарка, бас. р. Попигай	Зуб	
151	40500±800	ГИН-1818/П	Оз. Энгельгардт (Таймыр)	Кость	
152	40600±600	ГИН-3407	Р Камчатка, яр Половинка	Бивень	
153	40800±2000	ГИН-1835	Оз. Таймыр, мыс Гофмана	Кость	
154	41100±1500	ГИН-7707	Р Белая, бас. Р Ангара	Кость	
155	41200±1000	ГИН-2744Б	Р Бедербо-Тарида (Таймыр)	Кость	
156	41400±2000	ГИН-3941	Оз. Шайтан (Таймыр)	Бивень	

№	Дата	Лабор. номер	Местонахождение	Материал	Источник
157	41750±1290	ЛУ-505	Р Шандрин, междуречье Индигирки и Колымы	Мягкие ткани	Арсланов и др., 1980
158	41900±800	ГИН-5224	Р Анабарка, бас. р. Попигай	Бивень	
159	41900±800	ГИН-5337	Р Тавда	Зуб	
160	42200±300	ГИН-6410	С. Новопетровское, Волоколамский р-н Московской обл.	Бивень	
161	42400±800	ГИН-6310	Р Б. Хамус-Юрях, ср. течение р. Колыма	Зуб	
162	42800±800	ГИН-3946	Массонов руч., бас. р. Хатанга	Бивень	
163	43200±400	ИГН-6100	Р Амыдай, бас. р. Оленек	Бивень	
164	43500±1000	ГИН-3072	Оз. Таймыр, зал. Байкура-Неру	Кость	
165	43600±1000	ГИН-6145	Низовье р. Кама	Зуб	
166	43700±800	ГИН-3849	Р Колыма, пос. Черский	Кость	
167	44000±3500	Т-299	Р Березовская, бас. р. Колыма	Мягкие ткани	Гейнц, Гарутт, 1964
168	44000±1000	ГИН-6144	Низовье р. Кама	Зуб	
169	44200±1000	ГИН-6147	Низовье р. Кама	Зуб	
170	44540±1900	ЛУ-1050	Р Теректях, бас. р. Индигирка	Кость	Арсланов и др., 1980
171	45000±1000	ГИН-766	Р Хета (Таймыр)	Кость	
172	45500±1200	ГИН-6105	Р Амыдай, бас. р. Оленек	Бивень	
173	46100±1000	ГИН-3206	Р Аччыгай-Алайха, бас. р.Индигирка	Кость	
174	46100±1200	ГИН-3073	Оз. Таймыр, зал. Байкура-Неру	Кость	
175	46100±1000	ГИН-3206	Р Колыма	Кость	
176	>47700	ГИН-7075	Г Павловск Воронежской обл.	Кость	
177	47900±1600	ГИН-3118а	Р Б. Балахня (Таймыр)	Бивень	
178	>49500	ГИН-6101	Р Некю, бас. р. Оленек	Бивень	
179	>49500	ГИН-3080	Оз. Таймыр, зал. Байкура-Неру	Бивень	
180	>49500	ГИН-3092а	Р Б. Балахня (Таймыр)	Бивень	

№	Дата	Лабор. номер	Местонахождение	Материал	Источник
181	49700±1100	ГИН-689	Р Маймеча (Путоран)	Бивень	
182	>50000	ГИН-359	Нижнее течение р. Лена	Кость	
183	>50000	ГИН-5731	Р Анабарка бас. р. Попигай	Зуб	
184	>50000	ГИН-3848	Р Колыма, пос. Черский	Кость	
185	50400±1300	ГИН-4114	Бас. р. Лена	Бивень	
186	>52700	ГИН-2764б	Р Бечербо Тарида (Таймыр)	Бивень	
187	>53000	ГИН-3857	Р Колыма, яр Дуванный	Бивень	
188	>53170	ЛУ-1057	Р Хатанга (Таймыр)	Кость	Арсланов и др., 1980

ЛИТЕРАТУРА

Арсланов Х. А., Верещагин Н. К., Лядов В. В., Украинцева В. В. О хронологии каргинского межледниковья и реконструкции ландшафтов Сибири по исследованиям трупов мамонтов и их «спутников» // Геохронология четвертичного периода.— М., 1980. С. 208—212.

Арсланов Х. А., Лядов В. В., Филонов В. А., Чернов С. Б. Об абсолютном возрасте Юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт.— М., 1982. С. 35—36.

Вартанян С. Л., Арсланов Х. А., Тертычная Т В., Чернов С. Б. Радиоуглеродный возраст голоценовых мамонтов острова Врангеля // Вековая динамика биогеоценозов.— М., 1992. С. 52—53.

Громов В. И. Геология и фауна палеолитической стоянки Афонтова гора II // Труды Ком. по изуч. четв. периода.— М., 1932. Вып. 1. С. 145—184.

Гейнц А. Е., Гарутт В. Е. Определение абсолютного возраста ископаемых остатков мамонта и шерстистого носорога из вечной мерзлоты Сибири при помощи радиоактивного углерода (14C) // Докл. АН СССР, 1964. Т. 154 С. 1367—1370.

Зимов С. А., Чупрынин В. И. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование.— М., 1991. 160 с.

Зубаков В. А., Кинд Н. В. Поздний плейстоцен и голоцен // Геохронология СССР.— Л., 1974. Т. 3. С. 218—229.

Ларов А. В., Сулержицкий Л. Д. Мамонты: радиоуглеродные данные о времени существования // Вековая динамика биогеоценозов.— М., 1992. С. 36—52.

Лавров А. В., Мащенко Е. Н. Уникальное месторождение мамонтов // Природа. 1991. № 1. С. 25—28.

Ложкин А. В. Новые данные о возрасте четвертичных отложений в низовьях р. Индигирки // Докл. АН СССР, 1984. Т. 275. №. 5. С. 1143—1146.

Ложкин А. В. Радиоуглеродные датировки верхнеплейстоценовых отложений Новосибирских островов и возраст едомной свиты Северо-Востока СССР // Докл. АН СССР, 1977. Т. 235. № 2. С. 435—437.

Ложкин А. В., Павлов Г. Ф., Рябчук В. К. и др. Новая находка мамонта на Чукотке // Докл. АН СССР, 1988. Т. 302. № 6. С. 1440—1443.

Ложкин А. В., Парий В. П. Радиоуглеродные датировки лаборатории Северо-Восточного Комплексного НИИ ДВНЦ АН СССР // Бюлл. комис. по изуч четв. периода.— М., 1976. № 45. С. 152—154.

Макеев В. М., Арсланов Х. А., Гарутт В. Е. Возраст мамонтов Северной Зем.

и некоторые вопросы палеогеографии позднего плейстоцена // Докл. АН СССР, 1979. Т 245. № 2. С. 421—424.

Макеев В. М., Арсланов Х. А., Барановская О. Ф. и др. Стратиграфия, геохронология и палеогеография позднего плейстоцена острова Котельного // Бюлл. Ком. по изуч. четв. периода.— М., 1989. № 58. С. 58—69.

Орлова Л. А. Радиоуглеродный возраст ископаемых остатков мамонтов на территории СССР // Изв. Сиб. отд. АН СССР Сер. обществ. наук, 1979. № 6/2. С. 89—97

Томирдиаро С. В., Арсланов Х. А., Черненький Б. И. и др. Новые данные о формировании лессово-ледовых толщ Северной Якутии и условия обитания мамонтовой фауны в Арктике в позднем плейстоцене // Докл. АН СССР, 1984. Т. 278. № 6. С. 1446—1449.

Фирсов Л. В., Орлова Л. А. Радиоуглеродное датирование кости мамонта стоянки Волчья грива // Материалы полевых исследований Дальневосточной археологической экспедиции.— Новосибирск, 1971. Вып. 2.— С. 38—40.

Чубур А. А. Мамонтовое собирательство в бассейне Десны // Природа, 1993. № 7 С. 54—57

Шофман И. Л. Геохронология и палеогеография позднего антропогена внеледниковой области северо-востока Сибирской платформы // Геохронология четвертичного периода.— М., 1980. С. 223—230.

Pitulko V., Makeyev V. Ancient Arctic hunters // Nature, 1991. Vol. 349. P. 374.

Soffer O. The Upper Paleolithic of Central Russian Plain. Academic press inc., 1985. 539 pp.

Soffer O. Gamble C. (eds.) The World of 18000 BP. London, Unwin Hymen, 1989. Vol. 1. 353

Stuart A. J. Mammalian extinctions in the Late Pleistocene of northern Eurasia and North America // Biol. Rev., 1991. N 66. P. 453—562.

Vartanyan S. L., Garutt V E., Sher A. V. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic // Nature, 1993. Vol. 362. P. 337—340.

Summary

L. D. Sulerzhitskii

CHARACTERISTICS OF RADIOCARBON CHRONOLOGY OF THE WOOLLY MAMMOTH (MAMMUTHUS PRIMIGENIUS) OF SIBERIA AND NORTH OF EASTERN EUROPE

An attempt is made to interpret 188 radiocarbon dates for *Mammuthus primigenius* from Eastern Europe and Siberia selected from the literature and obtained from the Geological Institute, Russian Academy of Sciences. The list of dates is applied. Based on the reliability of dates and their relatively even distribution in time for Northern Eurasia, south and north of the Arctic Circle, a conclusion is made about dynamics of mammoth distribution range in the Late Pleistocene from 52,000 years ago up to the beginning of the Holocene. In general mammoths apparently existed during that period in the area where their remains were found.

ISSN 0206—0477 **ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**

СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 589.614

А. О. Аверьянов, С. Л. Вартанян, В. Е. Гарутт

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
Государственный заповедник «Остров Врангеля», Ушаковское

МЕЛКИЙ МАМОНТ, MAMMUTHUS PRINIGENIUS VRANGELIENSIS GARUTT, AVERIANOV ET VARTANYAN, 1993 С ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

Изучены 22 последних коренных зуба (*М3*) голоценового подвида *Mammuthus primigenius vrangeliensis* Garutt, Averianov et Vartanyan, 1993 с о. Врангеля. Они достоверно отличаются от *М3 M. p. primigenius* из позднего плейстоцена Сибири меньшими размерами коронки, однако по частоте пластин и толщине эмали не выходят за пределы изменчивости номинативного подвида. Обнаруженные морфологические отличия зубов подтверждают валидность подвида *M. p. vrangeliensis*.

Сведения об находках бивней и других остатков шерстистого мамонта, *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), на о. Врангеля поступали уже давно (Геккер, 1938; Марков, 1952). Систематические же сборы остатков этого слона на острове были начаты С. Л. Вартаняном в 1989 г.

Первая серия радиоуглеродных датировок (по 14*C*) четырех бивней и одной кости голени с о. Врангеля, была выполнена С. Л. Вартаняном в лаборатории НИИ географии ЛГУ Эти датировки, а также датировки остатков мамонта из последующих сборов укладываются в пределах 4740—7380 лет (Вартанян и др., 1992; Vartanyan et al., 1993), что было подтверждено повторными анализами (Long et al., 1994). К настоящему времени в лабораториях Санкт-Петербургского университета, Геологического института РАН и Аризонского университета (США) по фрагментам бивней, зубов и костей конечностей мамонта с о. Врангеля, получено более 40 датировок различного возраста. Из них только 4 имеют позднеплейстоценовый возраст, а остальные укладываются в пределах 3730—7710 лет, т. е. находятся внутри голоцена

В 1991—1992 гг С. Л. Вартанян собрал и доставил в Санкт-Петербург с о. Врангеля большую серию коренных зубов мамонта, в основном последних коренных *М*3, что позволяет уточнить морфологическую характеристику островной формы.

Изученную серию зубов можно разделить на две размерные категории. В первую группу входит меньшая часть выборки (5 из 29) Эти зубы имеют размеры, нормальные для сибирских мамонтов зырянского и сартанского времени. Остальные 24 экз. характеризуются меньшими размерами, несмотря на то, что принадлежат вполне взрослым особям* Морфологические особенности этих зубов, отнесенных к «карликовой» форме мамонта, выделенной в особый подвид *Mammuthus primigenius vrangeliensis* Garutt, Averianov et Vartanyan, 1993, были исследованы Гаруттом, Шером, Аверьяновым и Вартаняном (Vartanyan et al., 1993; Гарутт и др., 1993; Lister, 1993).

В данной работе излагаются результаты нового исследования зубов *M. p. vrangeliensis*, которые уточняют систематическое положение и родственные связи этой формы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Зубы мамонтов с о. Врангеля имеют удовлетворительную сохранность. Цвет эмали, дентина и цемента светло-желтый или даже почти белый. Большая часть зубов практически не повреждена, хотя некоторые несут следы незначительной окатанности. Основные места находок коренных зубов мамонта на о. Врангеля показаны на рис. 1.

Нами изучались коренные зубы мамонтов только последней генерации (*М*3/ и *М*/3). Для сравнения были использованы зубы мамонта из других местонахождений Евразии. Всего изучен 161 зуб из следущих выборок:

1) о. Врангеля, северо-восток России, голоцен (4—7 тыс. л.н.). 6 *М*3/ и 16 *М*/3. Типовая серия для *M. p. vrangeliensis.*

2) о. Врангеля, северо-восток России, плейстоцен (позднесартанское время, 13—20 тыс. л.н.) 5 *М*3/ и 4 *М*/3.

3) р. Берелех, бассейн р. Индигирка, Северная Якутия. «Кладбище» мамонтов позднесартанского времени (12—14 тыс. л.н.) (Верещагин, 1977; Жерехова, 1977). 10 *М*3/ и 8 *М*/3.

4) стоянки Костенковской группы (Костенки 1, 2, 11 и 13), Воронежская обл., европейская Россия. Лессовые отложения (поздневалдайское время, 20—24 тыс. л.н.) (Гарутт, Урбанас, 1979; Урбанас, 1980). 5 *М*3/ и 11 *М*/3.

5) Долни Вестонице, Чехия. Стоянка конца средневалдайского времени (23—27 тыс. л.н.) (Absolon, 1942—1945). 27 *М*3/ и 23 *М*/3.

6) Пржедмости, Чехия. Главный культурный слой стоянки (конец средневалдайского времени, 23—27 тыс. л.н.) (Steenstrup, 1890; Zebera et al., 1955; Musil, 1968). 31 *М*3/ и 15 *М*/3.

---

* Предположение о существовании мелкой формы мамонта на севере Сибири самом конце плейстоцена или даже в начале голоцена высказывала еще Вангенгейм (1961), однако доказать это предположение по разрозненным и к тому же недатированным находкам в то время не представлялось возможны

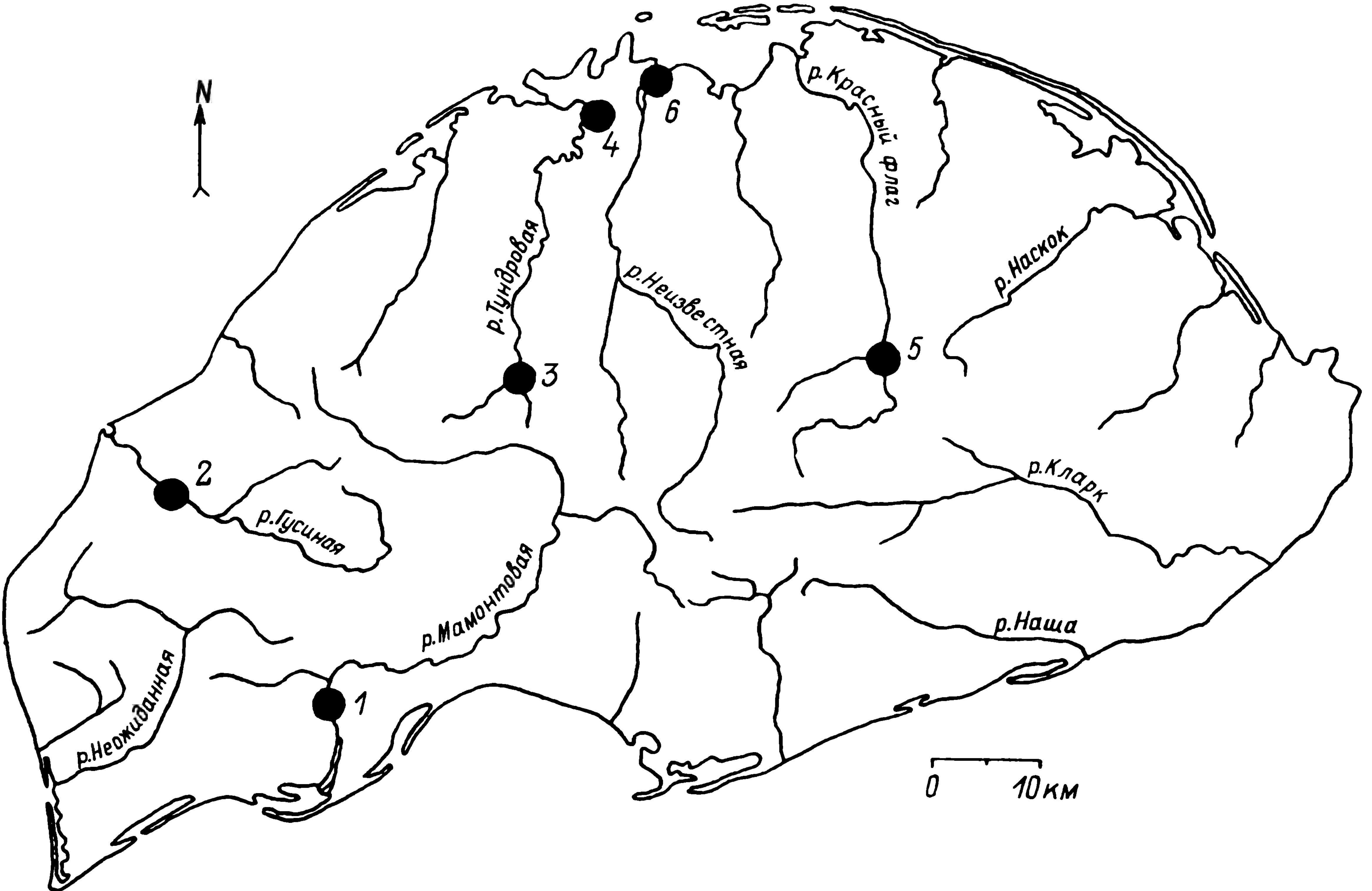


Рис. 1. Основные места находок коренных зубов мамонта на о. Врангеля:
1 — р. Мамонтовая (МАМ), *2* — р. Гусиная (ГУС), *3* — район г. Тундровая (ПИК), *4* — р. Тундровая (ТУН), *5* — р. Красный флаг (КРФ), *6* — р. Неизвестная (НЗВ)

Fig. 1. The main localities yielding finds of mammoth cheek teeth on the Wrangel Island:
1 — Mamontovaya River, *2* — Gusinaya River, *3* — Tundrovaya Mountain area, *4* — Tundrovaya River, *5* — Krasnyi Flag River, *6* — Neizvestnaya River

Таблица 1. **Промеры последних коренных зубов у Mammuthus primigenius**

Table 1. **Measurements (mm) of the third molars in Mammuthus primigenius**

Промеры, мм	О. Врангеля					
	голоцен			плейстоцен		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*
*M*3/						
Длина	3	204—240	226.7±11.40	2	244, 268	
Ширина	6	63—88	72.7±4.06	5	67—94	81.6±6.04
Высота	4	114—159	136.0±9.97	3	147—187	161.3±12.86
Число пластин	3	21—25	23.7±1.33	1	27	
Частота пластин	6	5.0—12.7	10.1±1.08	5	6.5—11.0	8.7±0.85
Толщина эмали	6	1.0—1.4	1.11±0.06	4	1.1—1.8	1.45±0.18
M/3						
Длина	9	148—255	191.0±10.88	4	127—266	212.3±30.4
Ширина	16	46—74	61.6±1.96	3	61—95	80.3±10.1
Высота	2	115, 124		1	83	
Число пластин	4	17—26	20.5±2.18	2	23, 27	
Частота пластин	15	8.0—11.5	9.2±0.21	4	6.0—11.0	9.0±1.22
Толщина эмали	15	1.0—1.6	1.53±0.05	4	1.2—1.5	1.43±0.08

Промеры, мм	Берелех			Костенки		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*
*M*3/						
Длина	7	193—238	213.3±6.42	2	250, 269	
Ширина	10	60—90	78.4±2.85	5	77—91	83.8±3.04
Высота	4	120—150	134.3±6.17	4	147—159	153.9±2.57
Число пластин	8	22—25	23.5±0.38	2	23, 25	
Частота пластин	10	10.0—13.5	11.1±0.39	5	8.3—9.8	9.1±0.25
Толщина эмали	10	1.0—1.6	1.35±0.06	5	1.5—2.0	1.72±0.10
M/3						
Длина	5	185*—250	216.6±12.78	6	220—309	271.5±13.34
Ширина	8	72—96	83.1±3.10	10	80—100	87.1±1.77
Высота	1	130		5	103—198	126.8±17.95
Число пластин	6	17*—26	22.5±1.41	6	19—26	23.2±1.25
Частота пластин	8	7.5—12.0	9.8±0.50	10	7.0—9.7	8.1±0.28
Толщина эмали	8	1.1—1.9	1.54±0.10	10	1.3—2.1	1.79±0.07

Промеры, мм	Долни Вестонице			Пржедмости		
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*
*M*3/						
Длина	18	151*—265	209.8±8.30	13	175*—280	223.7±7.86
Ширина	27	72—109	87.4±1.73	31	75—104	85.2±1.29
Высота	20	126—194	161.2±4.72	27	122—185	160.8±2.85
Число пластин	11	15*—25	21.1±1.03	15	15*—25	20.9±0.76
Частота пластин	26	7.4—12.2	9.4±0.22	30	7.5—11.9	9.6±0.17
Толщина эмали	22	1.2—1.7	1.39±0.03	29	1.0—1.6	1.33±0.02

Окончание табл. 1

Промеры,	Долни Вестонице			Пржедмости		
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$
M/3						
Длина	13	167*—286	232.4±9.52	8	151*—285	235.4±14.94
Ширина	23	73—101	85.4±1.84	15	69—93	83.3±1.84
Высота	9	101—136	120.1±3.17	10	89—135	122.0±4.07
Число пластин	11	17*—25	20.2±0.85	8	15*—29	21.0±1.46
Частота пластин	22	6.6—10.5	8.1±0.22	14	6.4—10.0	8.1±0.25
Толщина эмали	22	1.0—1.8	1.42±0.05	15	1.1—2.2	1.40±0.07

* Длина коронки и число пластин полные, так как коронка затронута стиранием.

Таблица 2. **Матрица факторных нагрузок первых трех факторов анализа главных компонент**

Table 2. **Correlations of characters with the first three principal components**

Промеры, мм	*F*1	*F*2	*F*3
Верхние зубы			
Ширина коронки	0.836	—0.296	0.462
Частота пластин	—0.835	0.302	0.460
Толщина эмали	0.691	0.723	—0.003
Дисперсия, %	62.479	23.361	14.160
Нижние зубы			
Ширина коронки	0.844	—0.178	0.505
Частота пластин	—0.794	0.420	0.439
Толщина эмали	0.632	0.765	—0.124
Дисперсия, %	58.136	26.420	15.444

Зубы промерялись по методике, предложенной Гаруттом (Гарутт, Форонова, 1976). Результаты промеров приведены в табл. 1.

Промеры зубов обрабатывались методом анализа главных компонент. Расчеты выполнены А. О. Аверьяновым на IBM PC AC386SX с помощью модулей DATA, FACTOR и GRAPH из пакета статистических программ SYSTAT Матрицы факторных нагрузок приведены в табл. 2. Длина коронки и число пластин не использовались в статистическом анализе в связи с недостаточным количеством нестертых коренных зубов, имеющихся в материале.

РАДИОКАРБОНОВЫЕ ДАТИРОВКИ КОРЕННЫХ ЗУБОВ МАМОНТОВ С О. ВРАНГЕЛЯ

Крупная форма:

ЛУ-2792 12 980±80 р. Красный флаг, *M*3/ № КРФ-2
ЛУ-2807 20 000±110 р. Неизвестная, *M*3/ № НЗВ-1

Мелкая форма:

ЛУ-2798 4 010±50 р. Мамонтовая, *M*3/ № МАМ-6
ЛУ-2808 4 040±30 р. Мамонтовая, фрагмент зуба, № МАМ-2

ЛУ-2794	5 110±40	р. Мамонтовая, *М*/3 № МАМ-5
ЛУ-2799	6 260±50	р. Гусиная, *М*/3 № ГУС-9
ЛУ-2810	6 890±50	р. Гусиная, фрагмент зуба, № ГУС-7
ЛУ-2809	7 250±60	р. Тундровая, *М*/3(?) № ПИК-1

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД **PROBOSCIDEA** ILLIGER, 1811

СЕМЕЙСТВО ELEPHANTIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО ELEPHANTINAE S. STR.

ТРИБА MAMMUTHINI SIMPSON, 1945

Род **Mammuthus** Brookes, 1828

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799)

Mammuthus primigenius vrangeliensis Garutt, Averianov at Vartanyan, 1993*

Название подвида — по нахождению на о. Врангеля.

Голотип** (рис. 2). Музей государственного заповедника «Остров Врангеля», № ГУС-10, правый *М*/3, о. Врангеля, нижнее течение р. Гусиной, голоцен.

Паратип (рис. 3). Музей государственного заповедника «Остров Врангеля», № МАМ-4, правый *М*3/, о. Врангеля, нижнее течение р. Мамонтовой, голоцен.

Описание и сравнение. *M. p. vrangeliensis* отличается от номинативного подвида *M. p. primigenius* более мелкими размерами. Данная способность проявляется в небольших размерах коронок коренных зубов. По ширине *М*3/ *M. p. vrangeliensis* достоверно отличается от выборок из Долни Вестонице и Пржедмости (t=3.33 и 2.93, $P>0.01$), по ширине *М*/3 — от выборок из Берелеха, Костенок, Долни Вестонице и Пржедмости (t=5.86, 9.66, 8.85 и 8.07, $P>0.001$). Толщина эмали и частота пластин *М*3 у *M. p. vrangeliensis* находится в пределах изменчивости номинативного подвида. Рост мамонтов о. Врангеля был, видимо, около 2 м (Гарутт и др., 1993; Lister, 1993).

Распространение. О. Врангеля (Восточная Сибирь), голоцен (4—7 тыс. л.н. по данным радиоуглеродного анализа).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среди изученных коренных зубов мамонта с о. Врангеля, имеющих голоценовый возраст, в наибольшей степени отличаются от выборок из позднеплейстоценовых материковых популяций

* Идея о выделении мелкой формы мамонта с о. Врангеля в качестве самостоятельного подвида была предложена В. Е. Гаруттом и поддержена А. О. Аверьяновым и С. Л. Вартаняном.

** При описании подвида *M. p. vrangeliensis* (Гарутт и др., 1993) авторы не передали ни одного типового экземпляра в коллекцию ведущих научных институтов России, что, безусловно, неблагоприятно отразится не только на дальнейшем изучении мамонта с о. Врангеля, но и на сохранении типового материала (*Прим. ред.*).

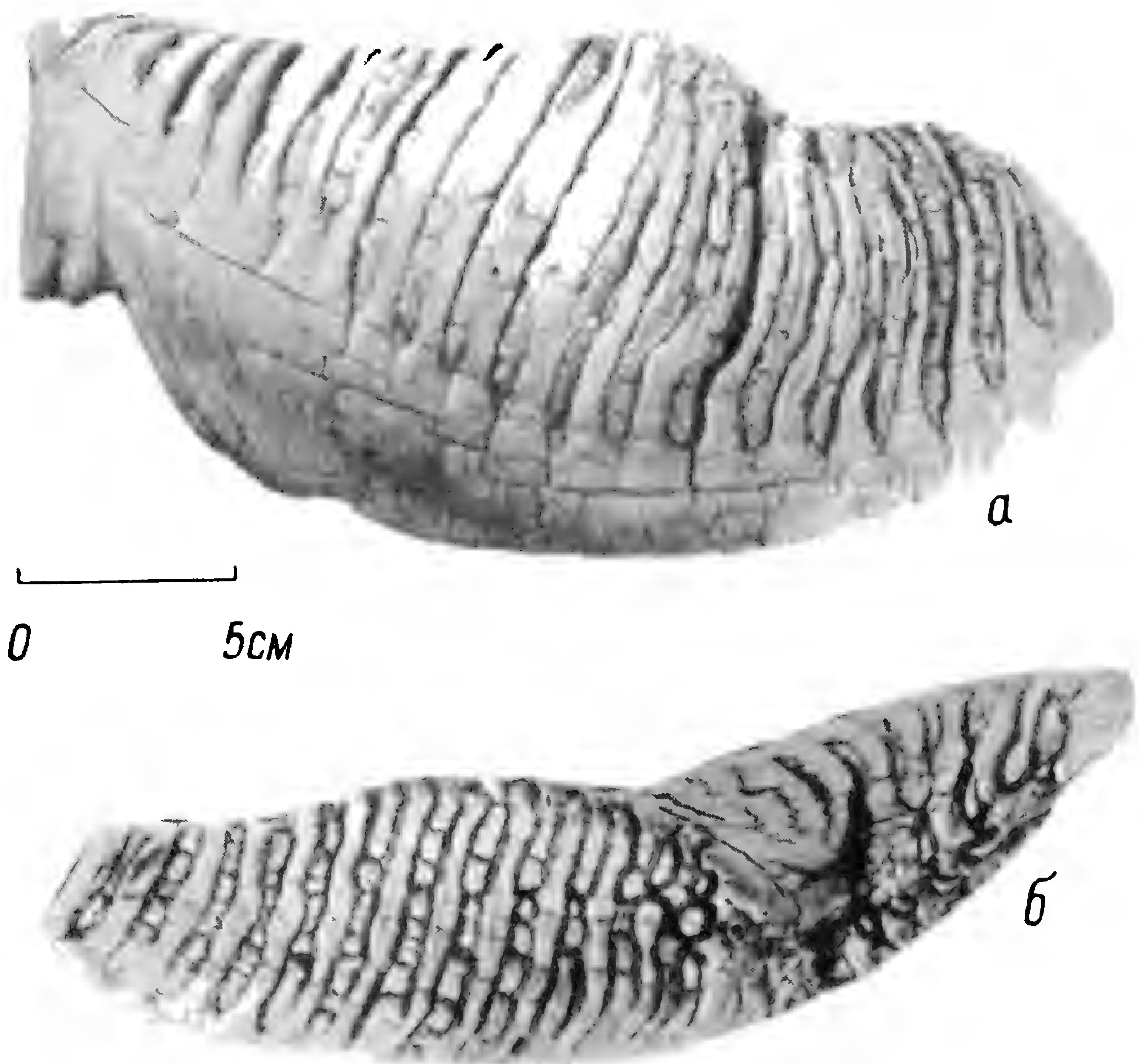


Рис. 2. Последний нижний коренной зуб (*M*/3) мамонта *Mammuthus primigenius vrangeliensis*, голотип, № ГУС-10, о. Врангеля, р. Гусиная, голоцен: вид сбоку, *б* — вид со стороны жевательной поверхности

Fig. 2. Third lower molar (*M*/3) of mammoth *Mammuthus primigenius vrangeliensis*, holotype, № GUS-10, Wrangel Island, Gusinaya River, Holocene: *a* — lingual view, *b* — occlusal view

M. primigenius нижние зубы (*M*/3). Они характеризуются в целом меньшими размерами коронки и несколько меньшей толщиной эмали (см. рис. 2 и 3), хотя по последнему признаку они не выходят за пределы изменчивости плейстоценового *M. primigenius*. Выборки *M*/3 с р. Берелех и с о. Врангеля (голоцен) отличаются от других изученных выборок несколько большей частотой пластин (рис. 4) Обе эти выборки различаются между собой по ширине коронки, которая заметно меньше у голоценовых зубов с о. Врангеля (рис. 4, 5). О первоначальной длине коронок судить невозможно из-за их заметной стертости.

По результатам анализа главных компонент *M*3/ характеризуются меньшими значениями 1 и 2 факторов (связаны с шириной

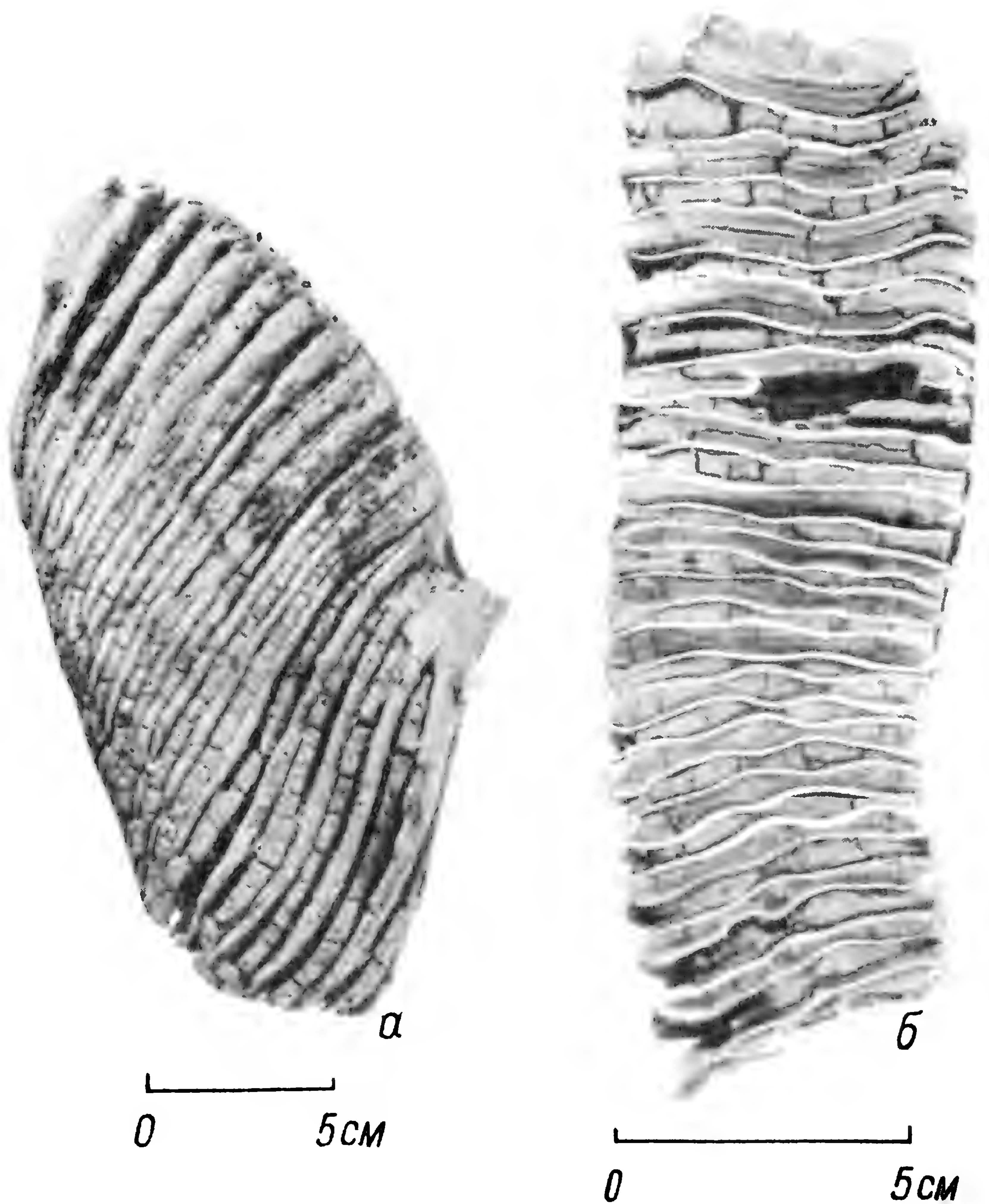


Рис. 3. Последний верхний коренной зуб (*М3/*) мамонта *Mammuthus primigenius vrangeliensis*, паратип, № МАМ-4, о. Врангеля, р. Мамонтовая, голоцен:
а — вид сбоку, *б* — распил зуба

Fig. 3. Third upper molar (*M3/*) of mammoth *Mammuthus primigenius varngeliensis*, paratype, № MAM-10, Wrangel Island, Mamontovaya River, Holocene:
a — labial view, *b* — cross section of the tooth

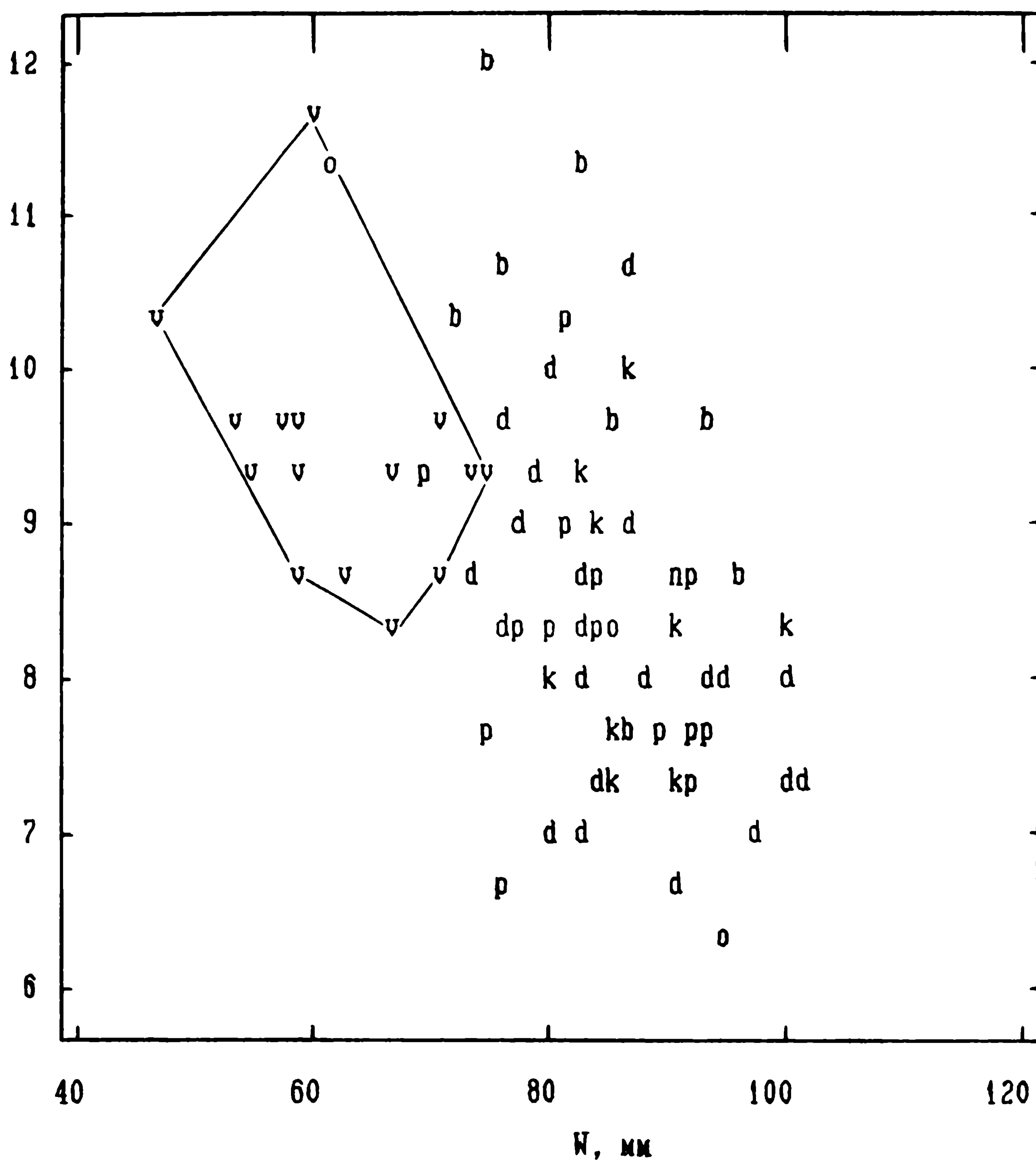


Рис. 4. Отношение частоты пластин (*FP*) коронки третьего нижнего моляра (*M*/3) к его ширине (*W*) у мамонтов позднего плейстоцена-голоцена Евразии:
b — р Берелех, *d* — Долни Вестонице, *k* — Костенки, *n* — неотип *Mammuthus primigenius*, ЗИН № 27101, *o* — о Врангеля, плейстоцен, *p* — Пржедмости, *v* — о. Врангеля, голоцен

Fig. 4. Diagram plotting relationships between lamellar frequency (*FP*) to width (*W*) of third lower molar (*M*/3) in Late Pleistocene — Holocene mammoths of Eurasia:
b — Berelekh River, *d* — Dolni Vestonice, *k* — Kostenki, *n* — neotype *Mammuthus primigenius*, ZIN № 27101, *o* — Wrangel Island, Pleistocene, *p* — Przhedmosti, *v* — Wrangel Island, Holocene

Рис. 5. Отношение толщины эмали (*TE*) коронки третьего нижнего моляра (*M*/3) к его ширине (*W*) у мамонтов позднего плейстоцена-голоцена Евразии

Обозначения как на рис. 4

Fig. 5. Diagram plotting relationships between enamel thickness (*TE*) to width (*W*) of third lower molar (*M*/3) in Late Pleistocene-Holocene mammoths of Eurasia

Lettering as in Fig. 4)

коронки и толщиной эмали, рис. 6), но, в общем, не отделяются четко от зубов из других выборок. Заметно лучше отделяются от других выборок *M*/3 голоценовых мамонтов о. Врангеля, образующие компактную группу в факторном пространстве $F1 \times F2$ (рис. 7) Хотя зубы голоценовых мамонтов о. Врангеля хорошо отличаются от зубов материковой формы мамонта меньшими абсолютными размерами, все же вряд ли этих животных можно называть «карликовыми». Реконструируемая высота около 2 м для этих животных (Гарутт и др., 1993; Lister, 1993) лишь незначительно меньше, чем у мамонтов позднеплейстоценового Севского местонахождения на Русской равнине — 2.3—2.4 м (Мащенко, 1992)

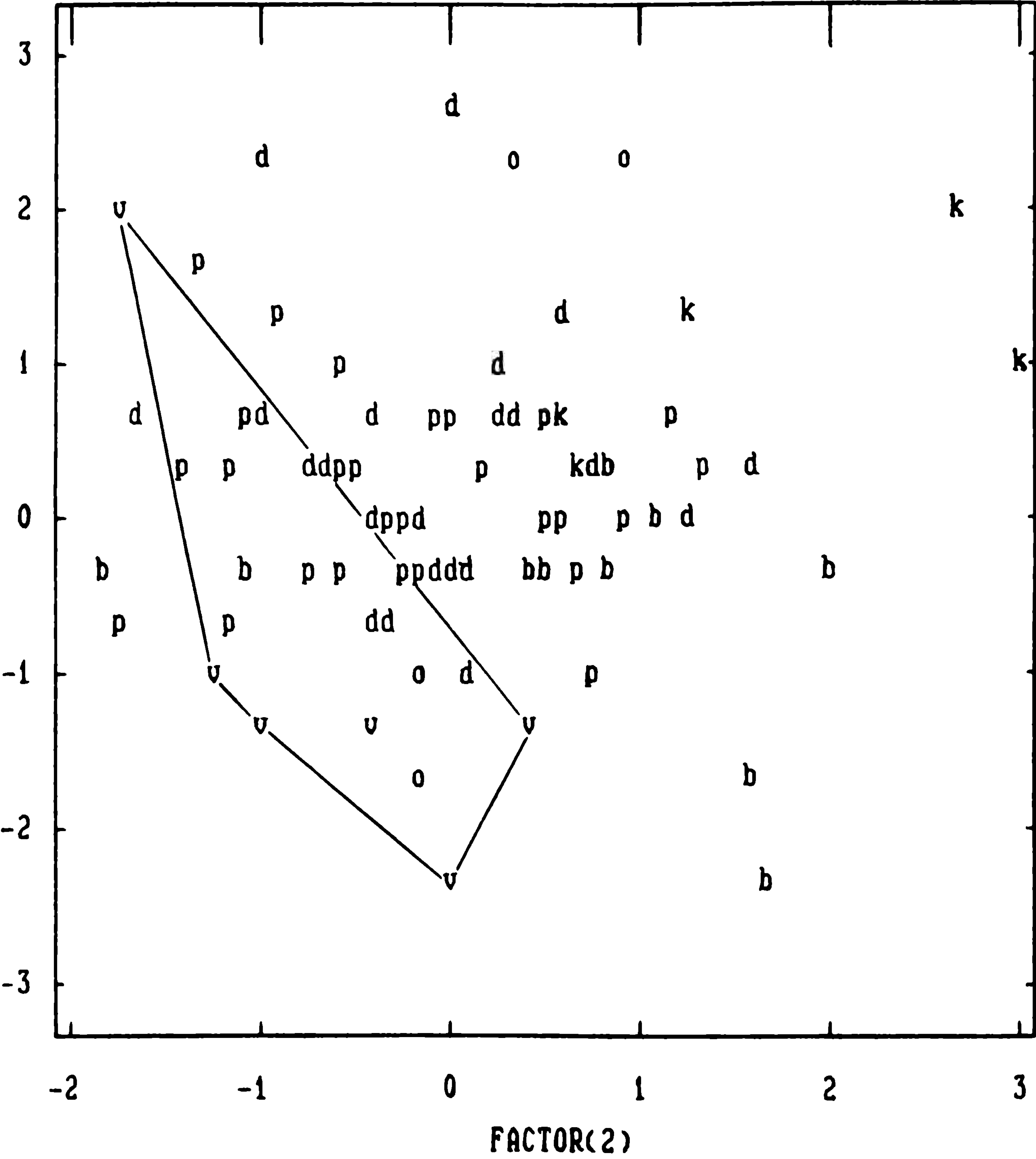


Рис 6. Распределение последних верхних моляров (*M*3/) мамонтов позднего плейстоцена-голоцена Евразии в факторном пространстве *F*1×*F*2

Обозначения как на рис. 4

Fig. 6. Plot of the third upper molars (*M*3/) of Late Pleistocene-Holocene mammoths of Eurasia on principal components *F*1 and *F*2

Lettering as in Fig. 4



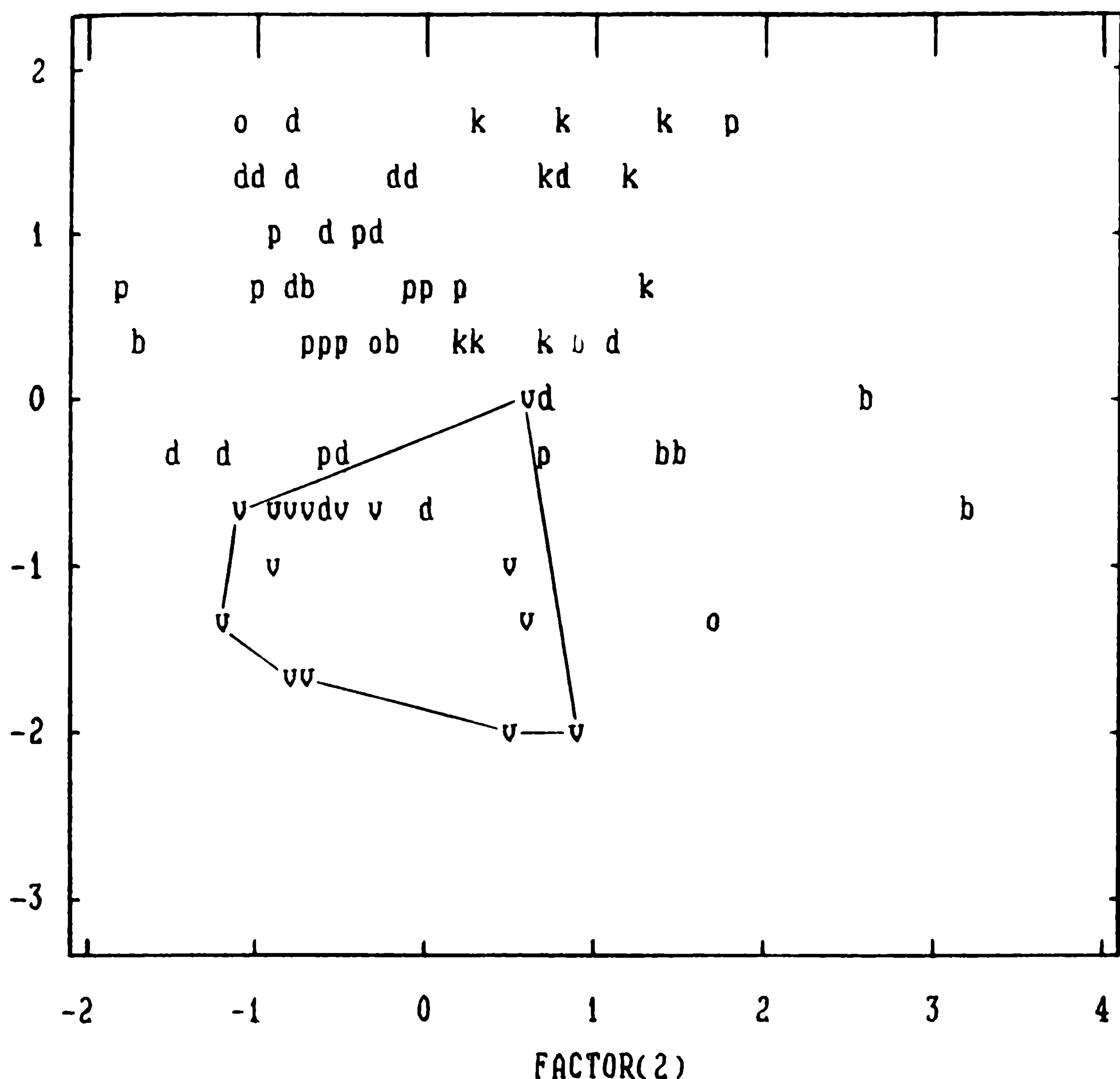


Рис. 7. Распределение последних нижних моляров ($M/3$) мамонтов позднего плейстоцена-голоцена Евразии в факторном пространстве $F1 \times F2$

Обозначения как на рис. 4

Fig. 7 Plot of the third lower molars ($M/3$) of Late Pleistocene-Holocene mammoths of Eurasia on principal components $F1$ and $F2$

Lettering as in Fig 4

Голоценовые датировки коренных зубов с о. Врангеля образуют достоверную серию. Их возраст хорошо согласуется с данными по морфологии самих зубов и подкрепляется многочисленными датировками по бивням (Vartanyan et al., 1993). Наиболее молодые из этих дат примерно на 5.5 тыс. лет моложе наиболее поздних из известных на сегодняшний день датировок остатков материковых мамонтов. Таким образом, популяция мамонтов на о. Врангеля пережила раннеголоценовое потепление климата Арктики и время массовой гибели мамонтов на остальной части их ареала.

Мамонты, жившие на о. Врангеля в конце позднего плейсто-

цена, по размерам зубов не отличались от популяций, живших в это время на всей материковой части северо-восточной Сибири (включая неотип *M. primigenius* — Таймырского мамонта, датируемого 11 450±250 л.н.). В конце позднего плейстоцена отдельные материковые популяции мамонтов, например берелехская (12 850±110 — 12 000±130 л.н.), демонстрируют заметное уменьшение размеров по сравнению с обычными размерами позднеплейстоценовых мамонтов. Тем не менее голоценовые мамонты с о. Врангеля, судя по их зубам, были еще мельче. Значительные различия в размерах зубов мелкой и крупной форм мамонтов с о. Врангеля, а также разделенность этих выборок во времени, не позволяют считать, что мелкие зубы принадлежат самкам, а крупные — самцам той же популяции (Vartanyan et al., 1993, Lister, 1993).

В позднем плейстоцене, по крайней мере до 16 000 л.н., о. Врангеля был частью обширной Берингийской суши. Прямых данных о том, когда произошло его отделение от материка, не имеется. Согласно реконструкции Хопкинса (1976), основанной на определении возраста затопленных береговых линий в Беринговом проливе, 13 тыс. л.н. о. Врангеля еще мог быть присоединен к материку довольно широкой перемычкой суши, но ко времени 12 тыс. л.н. эта связь прервалась. Таким образом, по крайней мере до 12 тыс. л.н. популяция мамонта о. Врангеля еще не была изолирована от основного ареала вида. Об этом говорят и нормальные размеры зубов, датированные древнее 12 тыс. л.н. За 4—5 тыс. лет изолированного существования произошло измельчание популяции мамонтов о. Врангеля. Это измельчание могло быть вызвано, т. н. «островным эффектом» (Azzaroli, 1982) Вместе с тем нельзя исключить и возможность воздействия на популяцию мамонтов о. Врангеля нарастающей общей неблагоприятности условий обитания, имевшей место в то время. Уже около 12 тыс. л.н. изменение условий обитания мамонтов привело к исчезновению этих животных практически на всем пространстве их огромного ареала. В это время мамонты сохранились только в высокой Арктике, к северу от 70° с. ш. По крайней мере, отдельные материковые популяции *M. primigenius* (например, берелехская) в это время испытали угнетение, выражавшееся в уменьшении размеров тела. Этот процесс имел мозаичный характер, зависящий от локальных условий. Например, Таймырский мамонт, более поздний, чем берелехские мамонты, имел достаточно крупные размеры. Особенно неблагоприятным, видимо, было раннеголоценовое потепление климата (9.5—8 тыс. л.н.), явившееся в Арктике максимальным для всего голоцена и приведшее к полному исчезновению мамонтов на материке и большинстве арктических островов.

Сейчас трудно оценить, какую долю в измельчании врангелевских мамонтов внесло общее угнетение вида, в связи с неблагоприятным развитием природной обстановки и распадом тундро-

степного биома, а какую — эффект островной изоляции. Скорее всего, оба из этих факторов действовали совместно, но более интересен вопрос о том, почему популяция мамонтов сохранялась дольше всего именно на о. Врангеля.

Существование в прошлом мелких островных форм слонов — факт широко известный (Sondaar, 1977) Так, карликовые формы представителей рода *Palaeoloxodon* Matsumoto, 1924 описаны с островов Средиземного моря (Bate, 1903; Azzaroli, 1982; Caloi et al., 1989 и др.) На о. Санта-Роза и других островах Чаннел у побережья Калифорнии в самом конце плейстоцена существовал «карликовый» мамонт *Mammuthus jeffersonii exilis* Stock et Furlong, 1928 — потомок плейстоценовых североамериканских мамонтов линии *M. columbi* — *M. jeffersonii,* развивавшейся параллельно линии мамонтов Евразии (Stock, Furlong, 1928; Osborn, 1942; Leonardi, 1954; Hooijer, 1976; Johnson, 1978; Kurten, Anderson, 1980, Cushing et al., 1984 и др.). По размерам (высота в холке 2.4—2.7 м) *M. j. exilis* превосходил *M. p. vrangeliensis* и лишь немного уступал материковым *M. jeffersonii* (высота 3.2—3.4 м, по Kurtén, Anderson, 1980), поэтому калифорнийский островной мамонт также вряд ли заслуживает название «карликовый». Только в 1994 г. на о. Санта-Роза был найден скелет действительно «карликового» слона, высотой меньше 2 м (L. Agenbroad, устное сообщение) Видимо, изменчивость размеров *M. j. exilis* была довольно значительна.

Современные азиатские слоны с о. Суматра, обычно выделяемые в подвид *Elephas maximus sumatranus* Temminck, 1847, также имеют размеры более мелкие, чем у материковых форм (*E. m. maximus* L., 1758 и *E. m. indicus* Cuvier, 1797), и характеризуются более светлой окраской и меньшим распространением депигментации на теле (Osborn, 1942; Deraniyagala, 1955, Shoshani et al., 1991).

Однако существует исключение из этой закономерности. Так, живущие на о. Шри-Ланка современные азиатские слоны *Elephas m. maximus*, иногда выделяемые в отдельный подвид *E. m. ceilanicus* Blainville, 1845, имеют такие же размеры, как у слонов Индостана, и отличаются от последних только несколько большей оволосенностью кожного покрова. Видимо, суматранская популяция азиатских слонов существовала в условиях островной изоляции более длительное время, чем популяция с о. Шри-Ланка, что успело отразиться на размерах этих животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность И. В. Фороновой за предоставление промеров зубов мамонтов из Берелехского «кладбища», Е. В. Урбанас за предоставление аналогичных сведений по материалам из Костенок и чешских стоянок Пржедмости и Долни Вестонице (коллекция Моравского музея в Брно, Чехия), Ю. Л. Вербицкой — за помощь в работе над рукописью, проф. И. М. Громову и Г Ф. Барышникову — за прочтение рукописи и высказанные ценные замечания

ЛИТЕРАТУРА

Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири (по фауне млекопитающих) // Труды Геол. ин-та АН СССР, 1961. Т 48. 183 с.

Вартанян С. Л., Арсланов X. А., Тертычная Т В., Чернов С. Б. Радиоуглеродный возраст голоценовых мамонтов острова Врангеля // Вековая динамика биогеоценозов.— М., 1992. С. 52 -53.

Верещагин Н. К. Берелехское «кладбище» мамонтов // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1977 Т. 72. С. 5—50.

Гарутт В. Е., Аверьянов А. О., Вартанян С. Л. О систематическом положении голоценовой популяции мамонтов Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799) острова Врангеля (северо-восток Сибири) // Докл. РАН, 1993. Т. 332. № 6. С. 799—801.

Гарутт В. Е., Урбанас Е. В. Мамонт из позднепалеолитических стоянок с. Костенки // Верхний плейстоцен и развитие палеолитической культуры в центре Русской равнины.— Воронеж, 1979. С. 19—20.

Гарутт В. Е., Форонова И. В. Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Новосибирск, 1976. 36 с.

Геккер Р. Ф. Экспедиция Академии Наук СССР на остров Врангеля за трупом мамонта // Вестн. АН СССР, 1938. № 1 С. 60—62.

Жерехова И. Е. Описание и измерение зубов мамонтов Берелеха // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1977 Т. 72. С. 50—58.

Марков К. К. Геоморфологический очерк острова Врангеля // Крайний Северо-Восток Союза ССР. Т 1. Остров Врангеля.— М., 1952. С. 25—48.

Мащенко Е. Н. Структура стада мамонтов из Севского позднеплейстоценового местонахождения (Брянская область) // Труды Зоол. ин-та РАН, 1992. Т 246. С. 41—59.

Урбанас Е. В. Зубы мамонта из позднепалеолитических стоянок села Костенки Воронежской области // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1980. Т. 93. С. 81—90.

Хопкинс Д. М. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет // Берингия в кайнозое.— Владивосток, 1976. С. 9—27.

Absolon K. Vyzkum diluvialni stanice lovci mamutu v Dolnich Vestonich na Pavlovskych kopcich na Morave. Pracovni zprava za treti rok vykopavek 1926. Brno, 1942—1945. 290 S.

Azzaroli A. Insularity and its effects on terrestrial vertebrates: evolutionary and biogeographic aspects // Palaeontology, essential of historical biology.— Modena, 1982. P. 193—213.

Bate D. M. S. Preliminary note on the discovery of a pigmy elephant in the Pleistocene of Cyprus // Proc. Roy. Soc. London, 1903. Vol. 71. N 475. P. 498—500.

Caloi L., Kotsakis T., Palombo M. R., Petronio C. The dwarf elephants of Mediterranean Islands // Fifth Internat. Theriol. Congress, Roma, 22—29 August 1989. Abstr. Papers and Posters. Roma, 1989. Vol. 1. P. 141—142.

Cushing J., Daily M., Noble E., Roth V L., Wenner A. Fossil mammoths from Santa Cruz Island, California // Quatern. Research, 1984. Vol. 21. P. 376—384.

Deraniyagala P. E. P. Some extinct elephants, their relatives and the two living species // Ceylon Nat. Mus. Publ., 1955. Vol. 8. 161 pp.

Hooijer D. A. Observations on the pygmy mammoths of the Channel Islands, California // Atholon, Essays on Palaeontology in Honor of Loris Shano Russell.— Toronto, 1976. P. 220—225.

Johnson D. L. The origin of island mammoths and the Quaternary land bridge history of the Northern Channel Islands, California // Quatern. Research, 1978. N 10. P. 204—225.

Kurtén B., Anderson E. Pleistocene Mammals of North America.— N. Y. 1980. 442 pp.

Leonardi P. Les Mammiferes nains du Pleistocene Mediterraneen // Ann. Paleontol., 1954. T. 40. P. 189—201.

Lister A. Mammoths in miniature // Nature, 1993. Vol. 362. N 6418. P 288—289.
Long A., Sher A., Vartanyan S. Holocene mammoth dates // Nature, 1994, Vol. 369. P. 364.
Musil R. Die Mammutmolaren von Przhedmosti (CSSR) // Palaontol. Abhandl. Abt. 4. Palaozool., 1968. Bd. 3. Hf. 1. 191 S.
Osborn H. F Proboscidea, a monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the World. Vol. 2. Stegodontoides, Elephantoides.— N. Y 1942. P 803—1675.
Shoshani J., Lee P. C., Sukumar R., Barnett J., de Alwis L., Lahiri-Choudhury D. K., Luxmoore R. A. The Illustrated Encyclopedia of Elephants.— N. Y 1991 188 pp.
Sondaar R. V Insularity and its effect of mammal evolution // Major patterns in Vertebrate Evolution.— N. Y., 1977 P 671—707
Steenstrup J. Die Mammutjager-Station bei Przhedmosti im osterreichischen Kronlande Mahren nach einem Besuche deselbst in Juni—Juli 1888 // Mitt. Anthrop. Ges. Wien, 1890. Bd. 20. 26 S.
Stock C., Furlong E. L. The pleistocene elephants of Santa Rosa Island, California // Science, New ser., 1928. Vol. 58. P 140—141.
Vartanyan S. L., Garutt W E., Sher A. V Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in Siberian Arctic // Nature, 1993. Vol. 362. N 6418. P. 337—340.
Zebera K., Lozek V Kneblova V Fejfar O., Mazalek M. Zprava o druhe etape geologickeho vyzkumu kvarteru v Przhedmosti u Prerova na Morave // Anthropozoikum, 1955. T. 4. S. 291—362.

Summary

A. O. Averianov, S. L. Vartanyan, V. E. Garutt

SMALL WOOLLY MAMMOTH (MAMMUTHUS PRIMIGENIUS VRANGELIENSIS GARUTT, AVERIANOV ET VARTANYAN, 1993) FROM THE WRANGEL ISLAND (NORTH-EASTERN SIBERIA)

Twenty two last molars (*M*3) of the Holocene subspecies *Mammuthus primigenius vrangeliensis* Garutt, Averianov et Vartanyan, 1993 from the Wrangel Island, and also 139 last molars of the nominative subspecies of mammoth from the Late Pleistocene of Eastern Europe, Russian Plain, and Siberia (Przhedmosti, Dolni Vestonitse, Kostenki, Berelekh, Wrangel Island) have been studied. Lower molars (*M*/3) of *M. p. vrangeliensis* are most different from corresponding teeth of continental population of mammoth. They are characterized as a whole by smaller sizes of the crown and somewhat smaller thickness of enamel, although in the last character they do not go beyond the limits of variation of Pleistocene *M. primigenius*. Samples of *M*/3 from the Berelekh River and Wrangel Island (Holocene) differ from other studied samples by a slightly higher frequency of plates. Both samples differ from one another in the width of the crown which is notably smaller in Holocene teeth from the Wrangel Island. Results of the principal components analysis show that *M*3/ are characterized by smaller values of factors 1 and 2 (related to width of the crown and thickness of enamel), but in general are not distinctly different from teeth from other samples. *M*/3 of Holocene mammoths from the Wrangel Island differ notably better from other samples; they form a compact group in factor space $F1 \times F2$. The revealed morphological differences of the teeth confirm validity of subspecies *M. primigenius vrangieliensis*.

ISSN 0206—0477 **ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**

СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 569.722

И. Е. Кузьмина, С. А. Кузьмина

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный университет

ШЕРСТИСТЫЙ НОСОРОГ, COELODONTA ANTIQUITATIS (PERISSODACTYLA, RHINOCEROTIDAE) НА УРАЛЕ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

На основании изучения 27 черепов и 97 костей конечностей шерстистых носорогов установлено, что на Среднем Урале в позднем плейстоцене обитали крупные особи с относительно короткой мордой по сравнению с животными из Польши. Сравнение немногочисленных элементов скелета носорогов Русской равнины, Северного и Среднего Урала показало, что размеры черепов и костей конечностей животных на Русской равнине были близки или превосходили аналогичные размеры носорогов Среднего Урала. Кости североуральских носорогов были самыми мелкими. Отсюда следует вывод, что условия обитания шерстистых носорогов в Польше и на Северном Урале были менее благоприятными, чем на Русской равнине и Среднем Урале. Морфологические отличия носорогов Среднего Урала и Польши популяционного или подвидового уровня.

Во время неоднократных поездок на Урал в 60—70-е годы И. Е. Кузьминой был собран значительный остеологический материал по шерстистому носорогу *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) В него вошли 109 мелких фрагментов черепа и костей посткраниального скелета из пещер Северного Урала и 114 костных остатков из пещер Среднего Урала. Были изучены также 27 черепов из коллекций Екатеринбургского университета, Геологического и Краеведческого музеев Екатеринбурга (№ 9933, 9935, 9948, 9949, 9950, 9952, 9965, 12384, 12385), краеведческих музеев городов Нижний Тагил и Серов, Федоровского музея в г Краснотурьинск, Зоологического института РАН в Петербурге (№ 10696 из Уфы, № 10707 и 10709 из Тобольской области, № 23812 из местонахождения Тунгуз на Волге в Ульяновской области).

Кроме того, значительная коллекция, насчитывающая 34 че-

репа шерстистого носорога, хранится в Геолого-минералогическом музее Казанского университета. Эти черепа собраны из плейстоценовых отложений Средневолжского региона. Они подробно описаны Гарутт (1992), однако промеры в статье отсутствуют. Указано только, что самый мелкий имел общую длину 708 мм, а самый крупный — 875 мм. Это затруднило использование данного материала для сравнения.

Известны также единичные находки фрагментов костей шерстистого носорога с Южного Урала, из пещер Ключевая, Смирновская, Усть-Катавская на р. Юрюзань в Челябинской области, из отложений современного аллювия р. Урал, хранящиеся в коллекциях ЗИН РАН; а также из пещер Игнатиевская, Серпиевская I и II, Аша I, Идрисовская, расположенных на р. Сим в Челябинской области и в Башкирии (Смирнов и др., 1990). Знаменательно, что именно на Южном Урале, на стенах Каповой пещеры, расположенной на правом берегу р. Белой в Башкирии, известны изображения шерстистого носорога, выполненные красной охрой (Бадер, 1965). Это говорит о его значительной численности в данном регионе в позднеплейстоценовое время.

Для изучения географической изменчивости привлечены данные, опубликованные Борсук—Бялиницкой (Borsuk—Bialynicka, 1973) по шерстистому носорогу Польши, а также немногочисленные материалы Алексеевой (1990) по Русской равнине.

Между соавторами работа была распределена следующим образом. Изучение и описание черепов шерстистого носорога выполнено И. Е. Кузьминой. Обработка данных по посткраниальному скелету на основании сборов из пещер Пермской области, сделанных Е. П. Близнецовым в 1970—1975 гг проведена С. А. Кузьминой. В настоящее время этот материал хранится в коллекции отделения истории фауны Зоологического института РАН, № 31605.

Итак, чтобы охарактеризовать морфометрически шерстистых носорогов Среднего Урала, нами было измерено 27 черепов и 97 костей конечностей взрослых животных (табл. 1, 2). Пользуясь методикой, предложенной Кузьминой (1982), по основной длине черепа и скуловой ширине измеренные черепа разделены по полу. Это позволило установить, что нами были измерены 9 черепов самцов и 18 черепов самок (рис. 1) Серия нижних эпифизов плечевой кости показала, что они принадлежали 5 самцам и 11 самкам (рис. 2) Размеры верхнего эпифиза лучевой кости свидетельствовали, что собраны остатки 3 самцов и 8 самок (рис. 3), и только в серии нижних эпифизов большой берцовой кости присутствовали остатки 6 самцов и 5 самок (рис. 4) Эти данные позволяют усомниться в выводе Гарутт (1992), что в популяциях шерстистого носорога соотношение полов составляло 1:1. По нашим данным, оно равнялось, по меньшей мере, 1 самец к 2 самкам. Различия в размерах некоторых костей конечностей у самок

Таблица 1. **Промеры черепов шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis) Среднего Урала**

Table 1. **Measurements of skulls of Coelodonta antiquitatis from the Middle Urals**

Промеры,	Самки			Самцы			t
	n	lim	$M \pm m$	n	lim	$M \pm m$	
Основная длина черепа	12	570—630	614±5	7	640—700	660±8	4.90
Кондилобазальная длина	12	630—725	686±8	7	730—800	739±5	5.64
Общая длина	13	685—790	752±9	8	750—900	806±15	3.09
Длина зубного ряда P^2—M^3	11	205—245	223±4	6	223—250	241±4	3.18
Длина твердого неба	12	250—276	266±2	7	275—305	287±5	3.90
Ширина хоан	14	58—72	65±1	8	68—86	76±3	3.48
Скуловая ширина	18	300—354	332±4	8	320—376	350±6	2.50
Мастоидная ширина	16	260—283	269±2	8	260—320	291±7	3.02
Ширина затылочной кости на вершине	18	165—230	194±4	8	195—238	217±5	3.59
Ширина носовых костей (макс.)	16	141—173	156±2	9	157—177	171±4	3.36
Ширина носовых костей (мин.)	14	90—127	112±3	9	105—132	118±3	1.42
Ширина орбитальная	14	245—315	283±5	9	277—338	314±8	3.29
Заглазничное сужение	18	110—126	119±1	9	120—143	128±2	4.02
Высота черепа над M^2	12	140—230	192±7	6	185—223	209±6	1.84
Высота черепа на уровне переднего рога	13	160—196	181±3	7	180—210	194±4	2.60

Таблица 2. **Размеры нижнечелюстных костей и костей конечностей шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis) Среднего Урала**

Table 2. **Measurements of mandible and limb bones of Coelodonta antiquitatis from the Middle Urals**

Кость	Промеры, мм	n	lim	$M \pm m$
Нижняя челюсть	Длина	2	485, 497	—
Mandibula	Длина зубного ряда	5	198—230	218.8±5.9
	Высота челюсти за M_2	3	87—99	94.0±3.6
	Высота в сочленовном отростке	2	240	240
Лопатка	Длина через лопаточную ось	1	—	530
Scapula	Ширина через лопаточный бугор	1		170
	Ширина суставной поверхности	1	—	104
	Поперечник суставной поверхности	1	—	83
Плечевая	Длина от головки	7	345—400	379.4±7.2
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	16	138—200	160.9±4.2
	Поперечник нижнего эпифиза	16	104—135	119.0±2.4
Локтевая	Длина	4	440—496	462.2±12.0
Ulna	Длина локтевого отростка	4	135—170	155.8±7.9
	Ширина локтевого отростка	5	87—94	90.0±1.2
Лучевая	Длина	2	372; 385	—
Radius	Ширина верхнего эпифиза	13	95—115	104.3±1.5
	Поперечник верхнего эпифиза	13	65—85	73.5±1.5
	Ширина диафиза	10	52—70	59.6±1.7
	Ширина нижнего эпифиза	2	115; 122	—
	Поперечник нижнего эпифиза	2	77; 78	—
II пястная	Длина	2	142; 150	—
Metacarpale II	Ширина верхнего эпифиза	1	—	51
	Ширина диафиза	2	39; 40	—
	Ширина нижнего эпифиза в блоке	2	38; 42	—
III пястная	Длина	3	163—182	170.7±5.8
Metacarpale III	Ширина верхнего эпифиза	4	60—71	65.7±2.4
	Ширина диафиза	4	42—52	48.3±2.4
	Ширина нижнего эпифиза в блоке	3	46—55	49.3±2.8
IV пястная	Длина	4	132—144	136.5±4.3
Metacarpale ÎÑ	Ширина верхнего эпифиза	4	50—57	52.0±1.7
	Ширина диафиза	4	33—36	34.7±0.6
	Ширина нижнего эпифиза в блоке	3	38—40	39.0±0.6
Тазовая кость Pelvis	Диаметр суставной ямки	4	93—110	102.8±3.6
Бедренная	Длина от головки	3	432—510	479.0±23.9
Femur	Ширина диафиза	9	70—97	85.0±3.0
	Ширина нижнего эпифиза	5	124—157	146.4±6.2
	Поперечник нижнего эпифиза	4	102 187	150.0±21.6
Большая берцовая	Длина	7	338—379	362.7±5.9
Tibia	Ширина верхнего эпифиза	5	127—144	135.0±3.2
	Поперечник верхнего эпифиза	6	137—143	140.8±0.9
	Ширина диафиза	9	60—71	66.3±1.3

Кости	Промеры, мм	n	lim	$M \pm m$
	Ширина нижнего эпифиза	13	89—111	101.6±2.1
	Поперечник нижнего эпифиза	12	66—86	78.1±1.8
Таранная	Длина	4	81—86	83.0±1.1
Astragalus	Ширина нижнего эпифиза	4	78—92	85.0±2.9
Пяточная	Длина	3	110—134	123.0±6.9
Calcaneus	Ширина в суставе	3	77—91	82.3±4.4
II плюсневая	Ширина верхнего эпифиза	1		40.0
Metatarsale II	Ширина диафиза	1	—	30.0
III плюсневая	Длина	1		139.0
Metatarsale III	Ширина верхнего эпифиза	2	52; 54	—
	Ширина диафиза	1	—	42.0
	Ширина нижнего эпифиза в блоке	1	—	45.0

и самцов представлены в табл. 3—5. Они статистически достоверны при высоком уровне значимости ($P<0.001$).

Проделав аналогичную работу с выборкой данных по шерстистым носорогам Польши (по результатам промеров Борсук-Бялиницкой, 1973), мы установили, что в ее распоряжении были черепа 6 самцов и 10 самок. Сравнение размеров черепов самок и самцов носорогов из Польши показало, что их общая и кондилобазальная длина, длина твердого нёба и высота черепа на уровне переднего рога достигали высокого уровня достоверности различий (табл. 6) Длина зубного ряда P^2—M^3, скуловая, орбитальная ширина и максимальная ширина носовых костей отличалась у самок и самцов в меньшей степени.

Поскольку половой состав носорогов Польши и Урала практически одинаков, можно провести сравнение размеров черепов двух географических районов по средним значениям всего объема выборок (табл. 7) Как показывают приведенные данные, шерстистые носороги Урала были крупнее. Как у самок, так и у самцов уральских животных — более длинная кондилобазальная и общая длина черепа, длина ряда P^2—M^3 Ширина в орбитах и высота черепа на уровне переднего рога уральских носорогов была больше. Напротив, длина твердого нёба польских носорогов была больше, чем уральских. Это свидетельствует о том, что черепа носорогов уральской популяции были длиннее, шире и выше, но имели более короткую морду по сравнению с животными, обитавшими в Польше, т е. налицо отличия популяционного, а может быть и подвидового уровня.

Сравнение размеров крупных костей конечностей носорогов Польши и Среднего Урала показали следующее (табл. 8). Все кости польских носорогов были короче и уже, чем аналогичные остатки скелета уральских животных, за исключением одной

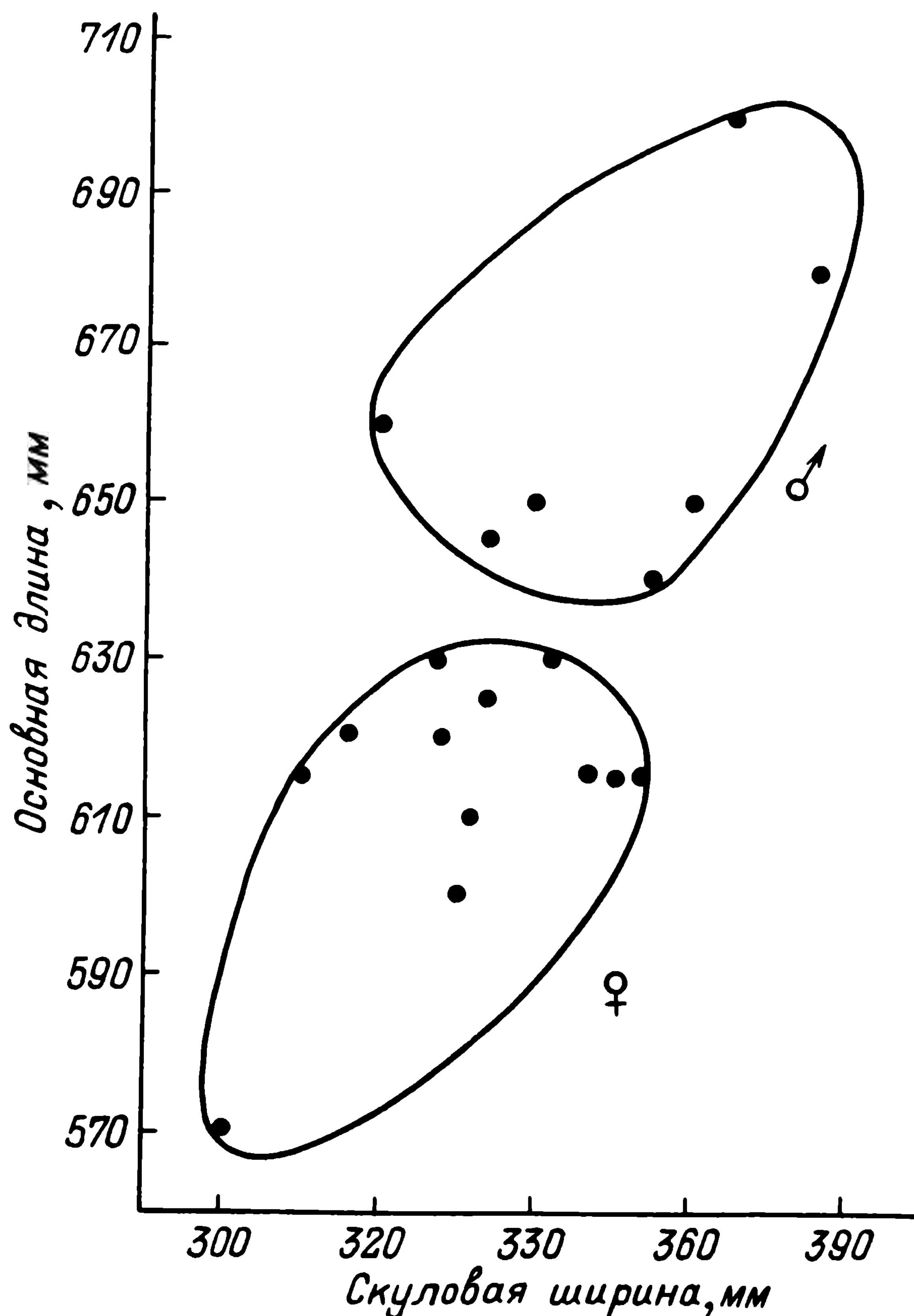


Рис. 1. Размеры черепов самок и самцов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) на Среднем Урале

Fig. 1. Skull sizes of males and females in *Coelodonta antiquitatis* from the Middle Urals

бедренной. Различия в длине и ширине нижнего эпифиза плечевой кости значительны, но не достигли статистически достоверного уровня, так как коэффициент достоверности различий средних составлял всего 1.8. Однако, при большем объеме выборки из Польши, возможно, он достиг бы более высокого уровня различий.

Таким образом, сравнение размеров черепа и костей конечностей шерститсых носорогов Польши и Среднего Урала показало, что польские носороги были мельче уральских как по размерам черепа, так и костей конечностей.

Для выяснения размеров шерстистых носорогов Русской равнины, Северного и Южного Урала данных мало, и они не всегда сравнимы. Так, черепа из Саратовской, Тамбовской и Самарской областей имеют общую длину черепа 780—785 мм. Длина зубного

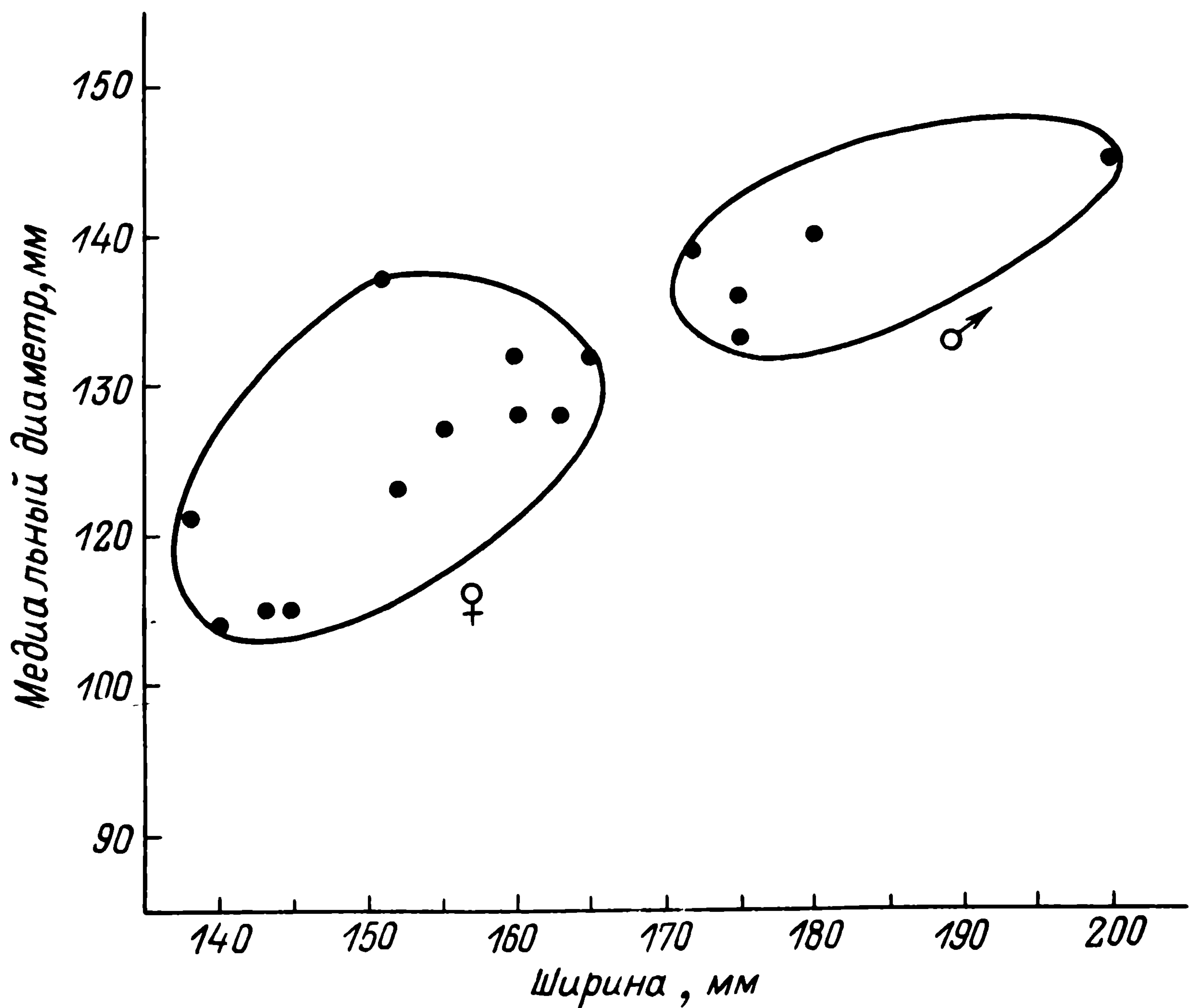


Рис. 2. Размеры дистального эпифиза плечевой кости у самок и самцов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) на Среднем Урале
Fig. 2. Sizes of humerus distal end in males and females of *Coelodonta antiquitatis* from the Middle Urals

ряда P^2—M^3 у них составляла 262—328 мм (Алексеева, 1990). Плечевые кости по ширине нижнего эпифиза 173—175 мм и поперечнику нижнего эпифиза 135 мм укладываются в пределы размеров костей носорогов Среднего Урала. Длина лучевой кости из Сорокина на Русской равнине — 374 мм, ширина проксимального конца — 108, 115, 116 мм (Алексеева, 1990) Длина этой же кости на Среднем Урале была 372 и 385 мм, а ширина верхнего эпифиза по 13 экз. меняется от 95 до 115 мм и в среднем составляет 104.3 мм, т. е. она несколько длиннее и тоньше, чем у животных на Русской равнине. На Северном Урале единственная целая лучевая была длиной 315 мм. Четыре экземпляра проксимального конца имеют ширину от 98.4 мм до 117.5 мм, что в среднем составляет 108 мм, т. е. лучевые кости шерстистого носорога на Русской равнине и Северном Урале короче и шире, чем на Среднем Урале. Размеры проксимальных концов лучевой кости шерстистого носорога на восточных склонах Северного Урала — несколько крупнее: их ширина: 105, 108, 115, 127.5 мм, в среднем 113.9 мм (Косинцев, Бородин, 1990)

Третья пястная кость найдена как на Северном, так и на Сред-

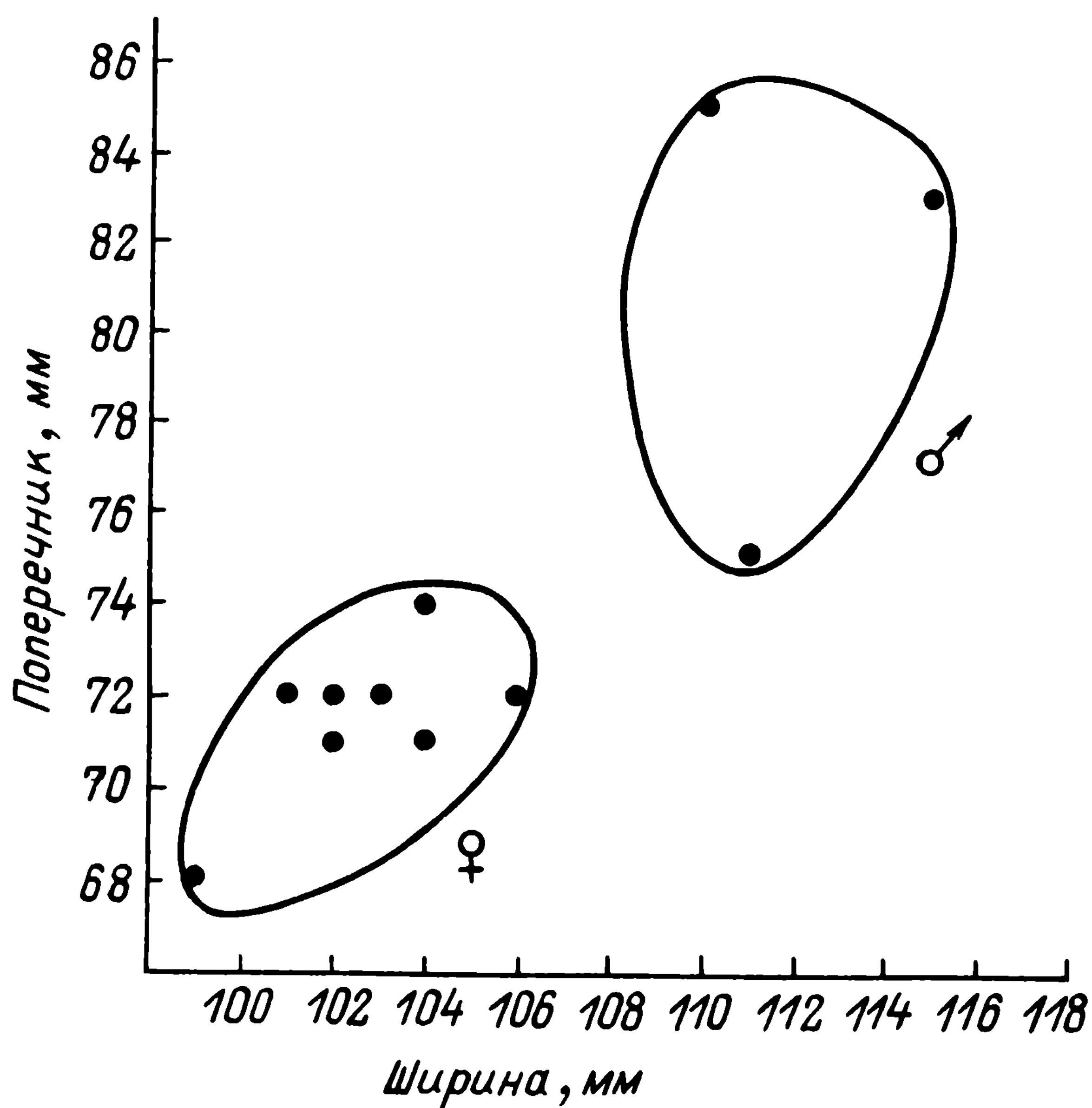


Рис. 3. Размеры проксимального эпифиза лучевой кости у самок и самцов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) на Среднем Урале
Fig. 3. Sizes of ulna proximal end in males and females of *Coelodonta antiquitatis* from the Middle Urals

нем Урале. Сравнение промеров показало, что южнее обитали несколько более крупные носороги. У них длина этой кости изменялась от 163 до 182 мм, тогда как на Северном Урале была 169—171 мм. Ширина верхнего эпифиза была 60—71 мм, а у северных животных — 63.3—65.2мм (Кузьмина, 1971). Ширина нижнего эпифиза колебалась от 46 до 55 мм, тогда как у северных — от 49.4 до 51 мм.

Размеры целой бедренной кости из Ельца приведены Алексеевой (1990): полная длина кости 378 мм, ширина нижнего эпифиза 153 мм, поперечник нижнего эпифиза 120 мм. На Среднем Урале эти кости достигали длины 432—510 мм при ширине нижнего эпифиза 124—157 мм, а поперечнике 102—187 мм.

Большие берцовые кости сохранились лучше. Их размеры, по данным Алексеевой (1990), следующие: длина 355—525 мм, в среднем 429.7 мм; ширина диафиза 68—103 мм; ширина нижнего эпифиза 104—158 мм, в среднем 125.7 мм. Аналогичные промеры костей на Среднем Урале составляли: длина 338—379 мм, в среднем 362.7 мм; ширина диафиза 60—71 мм; ширина нижнего эпифиза 89—112 мм.

Размеры таранной кости можно сравнить для животных Северного и Среднего Урала. Таранные кости на Среднем Урале изменялись в длину от 81 до 86 мм, в среднем 83 мм. Аналогичные кости носорогов на западных склонах Северного Урала имели

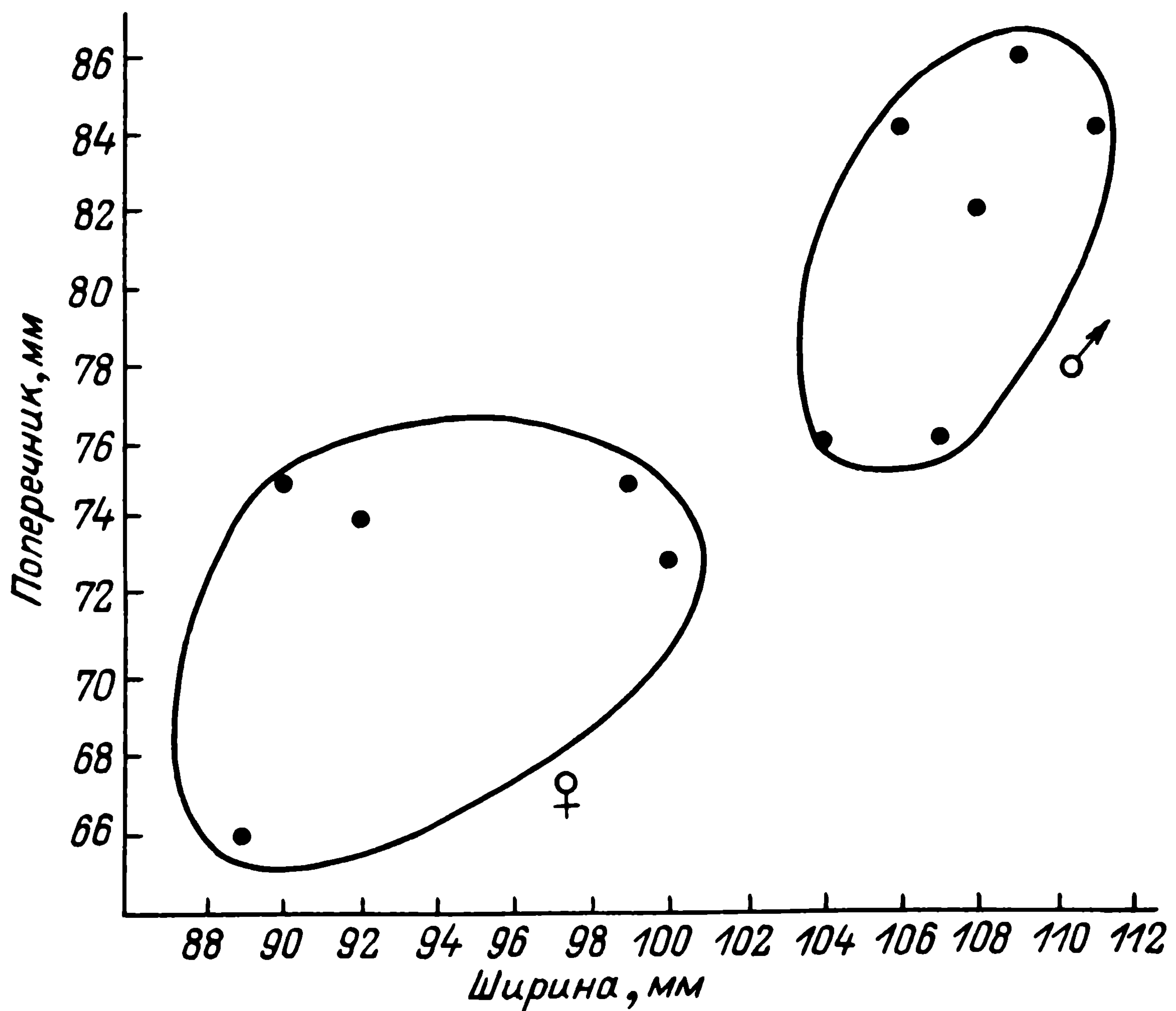


Рис. 4. Размеры дистального эпифиза большой берцовой кости у самок и самцов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) на Среднем Урале
Fig. 4. Sizes of tibia distal end in males and females of *Coelodonta antiquitatis* from the Middle Urals

в длину 72.5—86.4 мм, а в среднем 77.6 мм. Ширина нижнего эпифиза таранной на Среднем Урале была 78—92 мм, в среднем 85 мм, а на Северном Урале — 69—81.2 мм, в среднем 74.8 мм. На восточных склонах Северного Урала длина этих костей была 83 и 87.8 мм, а ширина нижнего эпифиза 73.7—77.7 мм, в среднем 76 мм (Косинцев, Бородин, 1990)

Суммируя эти разрозненные данные, можно прийти к выводу, что размеры костей шерстистых носорогов Русской равнины были или в пределах размеров аналогичных костей животных со Среднего Урала, или длиннее и шире некоторых из них. Размеры костей североуральских носорогов были мельче из всех сравниваемых регионов обитания, особенно на западных склонах Уральского хребта. Морфологические особенности носорогов Южного Урала пока не изучены.

Если считать, что размеры животных отражают благоприятность условий обитания для них, тогда следует признать, что на западных склонах Северного Урала и в Польше условия обитания шерстистых носорогов были менее благоприятными, чем на Русской равнине и, в особенности, на Среднем Урале.

Таблица 3. **Размеры плечевой кости у самок и самцов шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis)**

Table 3. **Size of humerus in males and females of Coelodonta antiquitatis (Blum.)**

Промеры,	Самки			Самцы			
	n	lim	$M\pm m$	n	lim	$M\pm m$	
Длина от головки	4	345—378	368±8.6	3	387—400	395±3.9	2.86
Ширина нижнего эпифиза	11	138—165	152±2.8	5	172—200	180±5.0	4.89
Поперечник нижнего эпифиза	11	104—127	115±2.3	5	123—135	129±2.0	4.59

Таблица 4. **Размеры лучевой кости у самок и самцов шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis)**

Table 4. **Size of ulna in males and females of Coelodonta antiquitatis**

Промеры,	Самки			Самцы			
	n	lim	$M\pm m$	n	lim	$M\pm m$	
Длина кости		—	—	2	372; 385	—	—
Ширина верхнего эпифиза	8	99—106	103±0.8	3	110—115	112±1.5	5.29
Поперечник верхнего эпифиза	8	68—74	72±0.6	3	75—85	81±3.0	9.28
Ширина диафиза	8	52—64	57±1.2	2	66; 70	—	—

Таблица 5. **Размеры большой берцовой кости у самок и самцов шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis)**

Table 5. **Size of tibia in males in females in Coelodonta antiquitatis**

Промеры,	Самки			Самцы			
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	
Длина кости	—	—	—	6	338—379	360±6.3	—
Ширина верхнего эпифиза	—	—	—	5	127—144	135±3.2	—
Поперечник верхнего эпифиза	—	—	—	6	137—143	141±0.9	—
Ширина диафиза	4	60—67	64±1.8	5	63—71	68±1.4	1.75
Ширина нижнего эпифиза	5	89—100	94±2.3	7	104—111	108±0.9	5.67
Поперечник нижнего эпифиза	5	66—75	73±1.7	7	76—86	82±1.6	3.86

Таблица 6. **Размеры черепа у самок и самцов шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis) из Польши***

Table 6. **Sizes of male and female skulls in Coelodonta antiquitatis from Poland***

Промеры,	Самки			Самцы			
	n	lim	*M*±*m*	*n*	lim	*M*±*m*	
Общая длина	10	672—746	716±8.0	6	761—807	783±7.0	6.30
Кондилобазальная длина	10	580—635	616±5.2	6	638—685	664±6.6	5.71
Длина зубного ряда P^2—M^3	9	209—223	215±1.9	6	212—238	224±3.9	2.07
Длина твердого нёба	9	260—299	284±4.1	4	298—317	308±5.2	3.62
Скуловая ширина	9	300—360	326±5.7	6	336—386	353±7.3	2.92
Ширина носовых костей (макс.)	10	135—165	150±2.9	6	144—186	162±6.2	1.75
Ширина орбитальная	10	216—271	235±4.8	6	232—296	254±9.7	1.76
Высота черепа на уровне переднего рога	9	157—175	164±2.3	6	168—190	179±[illegible].0	3.97

* Данные Борсук-Бялиницкой (Borsuk-Bialynicka, 1973) распределила по полу и обработала статистически И. Е. Кузьмина.

Data of Borsuk-Bialynicka (1973) has been identified to sex and statistically processed by I. E. Kuzmi

Таблица 7. **Размеры черепа шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis) Среднего Урала и Польши**

Table 7. **Skull sizes in Coelodobta antiquitatis from the Middle Urals and Poland**

Промеры,	Средний Урал			Польша			
	n	lim	$M \pm m$	*n*	lim	$M \pm m$	
Основная длина черепа	19	570—700	631±6.7				
Кондилобазальная длина	19	630—800	705±9.4	16	580—685	634±7.1	6.03
Общая длина	21	685—900	773±10.0	16	672—807	747±10.4	1.80
Длина зубного ряда P^2—M^3	17	205—250	230±3.2	15	210—238	219±2.2	2.84
Длина твердого нёба	19	250—305	273±3.2	13	260—317	291±4.ˉ	3.26
Ширина хоан	21	58—86	69±1.8	—	—	—	—
Скуловая ширина	26	300—376	338±3.4	15	300—386	336±5.6	0.30
Мастоидная ширина	23	260—320	277±3.5		—	—	—
Ширина затылочной кости на верш	25	165—238	202±3.7	—	—	—	—
Ширина носовых костей (макс.)	25	141—171	161±2.5	16	135—186	154±3.2	1.44
Ширина орбитальная	23	245—338	295±5.2	16	216—296	242±5.0	7.37
Заглазничное сужение	26	110—143	122±1.4	—	—	—	—
Высота на уровне переднего рога	20	160—210	185±2.7	15	155—190	170±2.7	3.93

Таблица 8. **Размеры крупных костей конечностей шерстистого носорога (Coelodonta antiquitatis) Среднего Урала и Польши**

Table 8. **Measurements of large limb bones of Coelodonta antiquitatis from the Middle Urals and Poland**

Кости	Промеры,	Средний Урал			Польша		
		n	lim	*M*	*n*	lim	*M*
Плечевая	Длина	7	345—400	379.4	5	344—380	361.2
Humerus	Ширина нижнего эпифиза	16	138—200	160.9	5	143—159	151.2
	Поперечник нижнего эпифиза	16	104—135	119.0	5	112—130	121.0
Лучевая	Длина	2	372; 385	—	2	347; 348	—
Radius	Ширина верхнего эпифиза	13	95—115	104.3	2	102; 103	—
	Ширина диафиза	10	52—70	59.6	2	54; 53	—
	Ширина нижнего эпифиза	2	115; 122	—	2	110; 110	—
Бедренная	Длина от головки	3	432—510	479.0	2	452; 520	—
Femur	Ширина диафиза	9	70—97	85.0	3	85—91	87.7
	Ширина нижнего эпифиза	5	124—157	146.4	3	146—153	149.0
Большая берцовая	Длина	7	338—379	362.7	2	324; 326	—
	Ширина верхнего эпифиза	5	127—144	135.0	2	120; 125	—
Tibi	Поперечник верхнего эпифиза	6	137—143	140.8	2	124; 127	—
	Ширина диафиза	9	60—71	66.3	2	60; 63	—
	Ширина нижнего эпифиза	13	89—111	101.6	2	95; 96	—
	Поперечник нижнего эпифиза	12	66—86	83.0	2	75; 79	—

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. И. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие) // Труды Геол. ин-та АН СССР 1990. Вып. 455. 109 с.

Бадер О. Н. Каповая пещера. Палеолитическая живопись.— М., 1965. 32 с.

Гарутт Н. В. Морфология, эволюция и стратиграфия носорогов рода Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799) из коллекции Геолого-минералогического музея Казанского университета // Волжская фауна плейстоценовых млекопитающих в Геолого-минералогическом музее Казанского университета.— Казань, 1992. С. 76—107.

Косинцев П А., Бородин А. В. Териофауна восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 212. С. 120—134.

Кузьмина И Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1971. Т 49. С. 44—122.

Кузьмина И. Е. Определение пола у млекопитающих по ископаемым костным остаткам // III съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Тезисы докл.— М., 1982. Т 1. С. 43—44.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А., Панова Н. К., Коробейников Ю. И., Ольшванг В. Н., Ерохин Н. Г Быкова Г. В. Историческая экология животных гор Южного Урала.— Свердловск, 1990. 224 с.

Borsuk-Bialynicka M. Studies on the pleistocene Rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach) // Palaeontologia Polonica, 1973. N 29. 94 pp.

Summary

I. E. Kuzmina, S. A. Kuzmina

WOOLLY RHINOCEROS, COELODONTA ANTIQUITATIS (PERISSODACTYLA, RHINOCEROTIDAE) IN THE URALS IN THE LATE PLEISTOCENE

On the basis of a study of 27 skulls and 97 leg bones of woolly rhinoceroses it was established that the Middle Urals was inhabited in the Late Pleistocene by large specimens with a relatively short snout as compared to animals from Poland. Comparison of the few elements of rhinoceros skeletons of the Russian Plain, Northern and Middle Urals has shown that sizes of skulls and leg bones of animals in the Russian Plain were similar to or exceeded analogous sizes of rhinoceroses of the Middle Urals. Bones of rhinoceroses from the Northern Urals were the smallest in size. It follows from here that conditions of habitation of woolly rhinoceroses were less favorable in Poland and Northern Urals than in the Russian Plain and Middle Urals. The morphological differences between *Coelodonta antiquitatis* samples from the Middle Urals and those from Poland attained population or subspecies level.

ISSN 0206—0477 ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ
СПб., 1995 (ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН, Т 263)

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
St. PETERSBURG, 1995, VOL. 263

УДК 561.26(470.333)

А. Н. Тихонов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ У ПОЛОРОГИХ ТРИБЫ RUPICAPRINI (ARTIODACTYLA, BOVIDAE)

С целью выявления полового диморфизма сравнивались размерные характеристики черепа и костей скелета, а также окраска шкур и топография шерстного покрова у представителей трибы Rupicaprini (роды *Rupicapra, Naemorhedus, Capricornis, Oreamnos*). Наибольшее внимание уделено рогам как наиболее различающимся структурам у самцов и самок полорогих. Найдены размерные критерии, позволяющие различать рога самцов и самок, — окружность рогового чехла у основания (*Naemorhedus, Capricornis, Oreamnos*) и расстояние между концами роговых чехлов (*Naemorhedus*). Длина роговых стержней и чехлов не является статистически достоверным признаком, разделяющим у Rupicaprini самцов и самок. Размеры черепа и его строение также не могут служить критерием для разделения полов. В ряде случаев выявлены незначительные различия в окраске шкур (*Capricornis, Naemorhedus*), которые проявляются в более ярком окрасе шерсти с четкими цветовыми границами пятен у самцов. Длина бороды, гривы, подвеса в среднем больше у самцов.

1. ВВЕДЕНИЕ

Определение пола у жвачных парнокопытных (Ruminantia), как правило, не вызывает затруднений вследствие большего развития у самцов (по сравнению с самками) таких вторичных половых признаков, как рога или верхние клыки. В некоторых случаях рога у самок полностью отсутствуют. Причиной, от которой зависит развитие вторичных половых признаков у самцов, является отбор на успех при размножении (Майр, 1974). Огромные рога оленей и некоторых полорогих служат им для турнирных боев во время гона, причем особи, обладающие более крупными рогами, становятся обычно победителями. В то же время развитие рогов имеет очень слабое отношение к общей жизнеспособности вида и в некоторых случаях даже приводит к его вымиранию (*Megaloceros giganteus*) У ряда видов африканских антилоп

(Packer, 1983) и в группе родов, объединяемых некоторыми систематиками в трибу Rupicaprini (Simpson, 1945; Geist, 1987), самки имеют рога такого же размера и внешнего вида, что и самцы. Судя по последним данным по биохимии белков (Hartl et al., 1991), для выделения трибы Rupicaprini нет оснований, однако общие результаты подобных исследований нуждаются в дополнительной проверке. Пока же я оставляю в составе трибы представителей 4 родов — серны (*Rupicapra*), серао (*Capricornis*), горалы (*Naemorhedus*), снежные козы (*Oreamnos*). Одной из общих характеристик вышеперечисленных родов является слабо выраженный половой диморфизм в экстерьере и окраске (Masini, Lovari, 1988) Было установлено, что в том случае, если самки также имеют рога, то, как правило, имеется равенство в агрессивном поведении обеих полов, причем агрессия самок во многих случаях повторяет приемы, применяемые самцами, например, фронтальные столкновения (Moyer, 1974; Мысленков, Волошина, 1989; Locati, Lovari, 1990)

В природе трудно установить пол животного из трибы Rupicaprini по внешнему виду и окраске, а среди остеологического материала в коллекциях очень сложно найти отличия в строении рогов и скелета в целом. Изучение полового диморфизма у этих копытных представляет собою сложную и важную проблему, решение которой дает ключ к пониманию механизмов естественного отбора у полорогих (Geist, 1987; Locati, Lovari, 1990).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены скелеты и шкуры всех представителей трибы в коллекциях России (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; Зоологический музей Московского университета, Москва; колл. Сихотэ-Алинского государственного заповедника, Терней), США (Национальный музей естественной истории, Вашингтон; Музей естественной истории Фильда, Чикаго; Музей штата Иллинойс, Спрингфилд), Швеции (Национальный музей естественной истории, Стокгольм), Японии (Музей естественной истории, Осака).

Rupicapra. Весь изученный материал относится к виду *Rupicapra rupicapra* L., 1758. Всего просмотрены 42 черепа (25 самцов и 14 самок), 8 отдельных рогов (2 самца и 1 самка), 6 скелетов (4 самца и 2 самки), 17 шкур (11 самцов и 5 самок).

Naemorhedus. Просмотрены материалы по 2 видам *N. caudatus* Milne-Edwards 1867 из Приморья и *N. goral* Hardwicke, 1825 из Центрального Китая. Всего 62 черепа (36 самцов и 26 самок), 4 отдельных рога (1 самец и 1 самка), 24 скелета (13 самцов и 11 самок), 26 шкур (11 самцов и 9 самок).

Capricornis. Большинство материала относится к виду *Capricornis sumatraensis* Bechstein, 1799 из провинций Сычуань и Кам, Китай — 24 черепа (12 самцов и 11 самок), 3 отдельных рога (1 самец и 1 самка), 4 скелета (3 самца и 1 самка), 15 шкур

(8 самцов и 6 самок) К виду *C. crispus* Temminck, 1845 принадлежали 7 черепов (4 самца и 3 самки)

Oreamnos. Материал по снежной козе *Oreamnos americanus* Blainville, 1816 — 11 черепов (7 самцов и 4 самки), 4 скелета (2 самца и 2 самки), 6 шкур (4 самца и 2 самки) в основном из штата Монтана, США.

Состав трибы был определен, исходя из системы Симпсона (Simpson, 1945). В исследование не были включены вымершие роды и виды. Основные промеры черепа и костей скелета сделаны по методике, в основу который были положены классические остеологические промеры млекопитающих. Статистическая обработка проведена с помощью дискриминантного анализа BMDP7 Описание шерстного покрова выполнено по аналогии с уже имеющимся (Allen, 1940; Гептнер и др., 1961)

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Череп и зубы. Обычно основные отличия между самцами и самками полорогих сводятся к строению крыши черепа и зароговой его части, что вызвано более мощным развитием рогов у самцов. Однако наши исследования показали, что у рупикаприн подобного различия нет. Были выбраны 32 промера черепов и 15 качественных признаков — форма костей черепа и швов между ними, наличие и форма отверстий и др. Приведем полученные результаты по родам.

Rupicapra — изучены 2 подвида серны *R. rupicapra caucasica* Lydekker и *R. r. rupicapra* L., краниологические различия между которыми очень незначительны (Koubek, Hrabe, 1983). Статистический анализ выявил 3 промера, которые в наибольшей степени позволяют установить пол по черепу. Это длина лицевого отдела (расстояние от переднего края межчелюстных костей до этмоидального отверстия), межглазничная ширина (наименьшее расстояние между орбитами) и расстояние между внутренними сторонами стержней. Однако даже в совокупности эти промеры позволяют установить пол животного только с 60% вероятностью. Самым весомым признаком (75%) является длина лицевого отдела. По данным Кубека с соавт. (Koubek et al., 1985, 1989), половые различия отмечены только у взрослых серн старше 4 лет (рис. 1). Черепа самцов в среднем длиннее, с более широким лбом, что согласуется с данными настоящего исследования. В то же время невозможно определить пол серны по черепу с абсолютной достоверностью (Hrabe, Koubek, 1983)

Строение жевательной поверхности зубов у самцов и самок не имеет принципиальной разницы, хотя заметно, что зубы самок стерты сильнее, чем у самцов того же возраста. Объяснение подобному явлению можно найти в стациальном размещении и пищевом рационе животных. Установлено, что самцы и самки серн большую часть года держатся отдельно, причем питаются различ-

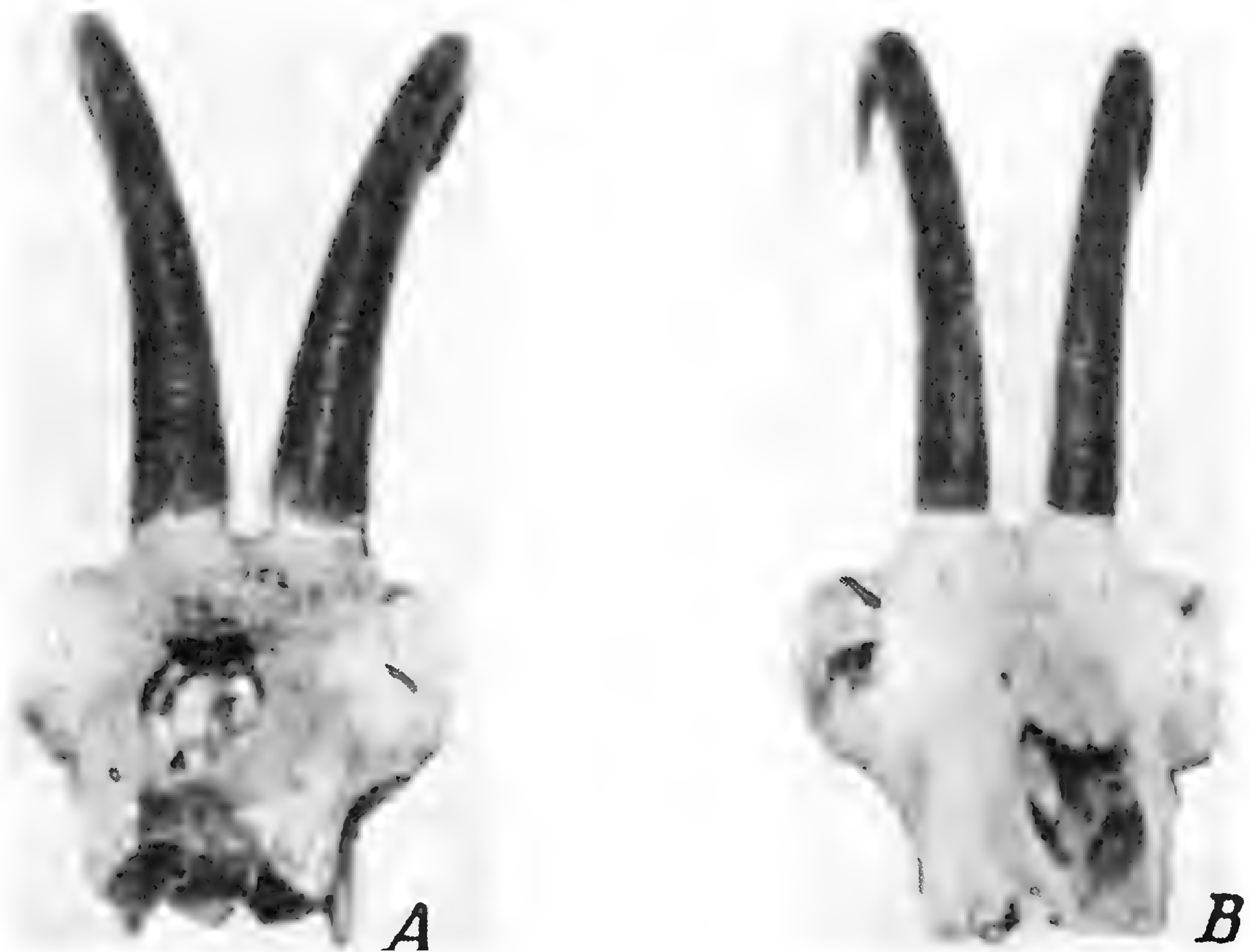


Рис. 1. Черепа серны (*Rupicapra rupicapra*) самца (*A*) и самки (*B*)
Вид спереди
Fig. 1. Skulls of chamois (*Rupicapra rupicapra*) male (*A*) and female (*B*)
Frontal view

ными кормами. Самцы, обитающие преимущественно в лесном поясе, предпочитают веточные корма, в то время как самки питаются в основном травой на альпийских лугах (Lovari, Cosentino, 1986).

Naemorhedus. Изучены черепа горалов 2 видов — *N. caudatus* Milne-Edwards из Приморья и *N. goral* Hardwicke из Шанси и Сычуани. Расстояние между внутренними стенками оснований роговых стержней имеет важное диагностическое значение у обеих форм, самцы *N caudatus* (мм) 62.4—67.3—71.5, n=31; *N. goral* 61.3—63.0—65.2, n=5; самки *N. caudatus* 55.4—59.5—63.4, n=21; *N. goral* 48.7—55.3—59.3, n=5. Среди других промеров с достоверностью выше 50% определены три — ширина затылка, межглазничная ширина и высота черепа для *N. caudatus* и те же промеры, кроме последнего, для *N. goral*. Сходные результаты получены на серии черепов из Лазовского заповедника (Соломкина, Хохряков, 1993) Лобные кости у самцов несколько более вздутые, нежели у самок. В средних величинах промеры черепов самцов превышали таковые у самок. В отличие от наших данных подобное соотношение у формы *N. cranbrooki* из южного Китая оказывается в пользу самок (Zhang, 1987). В зубной систе-

ме никаких различий не выявлено, что связано, вероятно, с однотипным питанием обоих полов (Мысленков, Волошина, 1989)

Capricornis. Серийный материал по этому роду был представлен только видом *C. sumatraensis* из Центрального Китая. К сожалению при определении пола у доставленных в коллекцию ЗИН РАН черепов, вероятно, допущены ошибки. Некоторые самки, примерно одного возраста с самцами, и из одной местности (Кам), отличались более крупным и массивным черепом, что маловероятно, учитывая опубликованные данные, по которым размеры черепа самцов серао все же превышают размеры черепа самок (Allen, 1940; Dolan, 1963) По небольшой серии черепов серао из американских музеев (3 самца и 2 самки) удалось установить, что у самцов более глубокая подглазничная ямка и роговые стержни несколько шире расставлены. Черепа самцов в среднем крупнее и выше, чем у самок. Переопределение пола экземпляров из коллекции ЗИН стало возможным по рогам, после чего удалось сравнить весь имеющийся материал.

Oreamnos. Определение пола по черепу у снежной козы оказалось делом сравнительно простым, несмотря на небольшой материал. Большинство промеров черепа самцов заметно превышали таковые у самок. Особенно выделяются межглазничная ширина и основная длина черепа. В нашем материале особи из Канады значительно превосходят американских зверей из штата Монтана. Изменчивость у снежных коз очень высока даже в пределах одной местности (Cowan, McCrory, 1970). Многочисленные работы по морфологии и морфометрии черепа рода *Oreamnos* подтверждают наши данные, что половой диморфизм у самцов характеризуется более крупными общими размерами черепа, сильно выступающими глазницами, широким лбом и затылком (Risenhoover, Bailey, 1985; Lewin, 1986; Smith, 1988)

Зубы снежных коз заметно отличаются от зубов других рупикаприн своей малой стертостью даже у старых особей. Отличий же в рисунке жевательной поверхности у разных полов не выявлено.

3.2. Рога. По мнению Гейста (Geist, 1966), рога имеют заметно меньшее значение для таксономии жвачных, по сравнению с черепом, вследствие их высокой степени изменчивости. Однако для определения пола у большинства полорогих размеры и форма рогов является зачастую наиболее надежным показателем. У рупикаприн рога самцов и самок, на первый взгляд, практически неотличимы, хотя при описании полового диморфизма, в первую очередь, отмечают разницу в размерах и форме рогов (Гептнер и др., 1961; Geist, 1966) Мною использованы 17 промеров рогов (7 для роговых стержней и 10 для роговых чехлов).

Rupicapra. Различия в строении рогов между разными полами незначительны. Роговые чехлы самцов более массивные и круче загнуты на концах. Развал рогов, их длина, диаметры оснований роговых стержней и чехлов могут служить для определения

пола только у одновозрастных животных (Lovari, Scala, 1984). На огромном материале по серне из чешских Татр установлено, что рога самцов в среднем длиннее и массивнее, хотя наличие четкого полового диморфизма не установлено (Koubek, Hrabe, 1984) Индивидуально определить пол серны по рогам крайне сложно.

Naemorhedus. По внешнему виду рога самцов горала более массивны в основании, с большим развалом. Иногда упоминается якобы лировидный изгиб рогов у самцов горала (Бромлей, Кучеренко, 1983), что на больших сериях не подтверждается. Рога самок сравнительно тонкие, в основаниях сближены, концы рогов слабо расходятся в стороны (рис. 2). Среди промеров наиболее диагностичными для определения пола оказались окружность рогового чехла и стержня в основании, а также развал рогов (расстояние между концами рогов). При этом крайние значения не



Рис. 2. Черепа амурского горала (*Naemorhedus caudatus*) самца (*A*) и самки (*B*)
Вид спереди

Fig. 2. Skulls of Amur goral (*Naemorhedus caudatus*) male (*A*) and female (*B*)
Frontal view

перекрываются у самцов и самок обеих изученных видов. Окружность роговых чехлов у самцов горалов (мм) 94.0—99.4—108.0; n=25, у самок 75.0—80.4—86.0, n=18; развал рогов у самцов (мм) 55.8—81.9—107.0, n=15, у самок 43.7—48.9—56.2, n=8. Статистическая обработка остальных промеров показала высокую степень различий рогов самок и самцов, практически все промеры имели 70—80% уровень достоверности. В работе Соломкиной и Хохрякова (1993) отмечены как наиболее диагностичные признаки — окружность рога у основания и развал рогов. В отличие от моих результатов значения первого промера перекрываются — самцы (мм) 80—97.9—120, n=12; самки 80—88.3—100, n=13, в то время как развал рогов диагностичен — самцы (мм) 70—77.5—90, самки 35—51—65. Обобщая данные, можно установить, что пол горалов по рогам определяется с высокой достоверностью по совокупности обоих промеров.

Capricornis. По данным Долана (Dolan, 1963), рога у самцов серао массивнее и длиннее, почти половина рогового чехла гладкая, без колец. На серии рогов японского серао (*C. crispus* Swinhoe) эти данные не подтвердились: рога взрослой самки и молодого самца удалось отличить только по окружности основания рогового чехла. Используя этот промер как основной, можно определять пол у серао с высокой степенью достоверности. Среди других промеров выделяется длина рогового чехла, заметно более длинная у самцов *C. sumatraensis* (рис. 3).

Oreamnos. Рога снежной козы самые крупные по размерам среди других представителей трибы. Половой диморфизм проявляется только у особей старше 2 лет. На севере ареала он выражен более отчетливо, чем на юге (Cowan, McCrory, 1970). Рога самцов плавно изогнутые и массивные у оснований, рога самок прямее, однако кончик более круто загнут вниз (рис. 4). На большой серии рогов установлено, что наиболее важным признаком при определении пола по рогам является окружность рога у его основания — самцы (мм) 114—132—149, n=93, самки 86—103—127, n=57 (Smith, 1988) Иногда указывается на редкие случаи комолости у самок снежной козы (Cowan, McCrory, 1970).

3.3. Посткраниальный скелет. Подробного изучения полового диморфизма скелета рупикаприн ранее не проводилось. Были выбраны наиболее простые промеры как отдельных костей, так и анатомических комплексов (Егоров, 1955). Промеры брали только на костях с полностью приросшими эпифизами. Основное внимание уделено костям дистальных отделов конечностей как наименее изменяющихся во время роста животного. В целом кости самцов и самок рупикаприн столь схожи в своих параметрах, что их половую принадлежность практически невозможно установить (Тихонов, 1992). Для статистической обработки оказалась пригодна только выборка по горалам (24 скелета).

Naemorhedus. Половой диморфизм в костях посткраниального скелета заметней всего выражен в пропорциях костей перед-



Рис. 3. Черепа серао (*Capricornis sumatraensis*) самца (*A*) и самки (*B*)
Вид спереди

Fig. 3. Skulls of serao (*Capricornis sumatraensis*) male (*A*) and female (*B*)
Frontal view

ней конечности и ряда костей заплюсны. Составная длина костей передней конечности (от плечевой до третьей фаланги) составляет у самцов обоих изученных видов (в мм) 380—395.8—406, $n=11$; у самок 351—361.5—387, $n=10$. Высокий уровень диагностичности характеризует также длину олекранона (88%), у самцов (в мм) 44.9—46.3—47.8, $n=12$; у самок 35.7—39.8—45.7, $n=11$. Среди костей задней конечности наиболее отличающимися размерами оказались таранная кость и пяточная. Обе эти кости в среднем немного длиннее у самцов, но использовать их для определения пола крайне трудно. Длина медиальной стороны таранной кости у самцов горала (в мм) 32.7—33.6—35.2, $n=12$; у самок 30.7—31.8—32.6, $n=11$.

3.4. Окраска шкуры. Как показали исследования в природе, определить пол животного по окраске невозможно у всех представителей рупикаприн (Allen, 1940; Гептнер с соавт., 1961; Dolan, 1963; Cowan, McCrory, 1970; Lovari, Cosentino, 1986). Более детальное ознакомление с окраской шкур из коллекций



Рис. 4. Черепа самца (*A*) и самки (*B*) снежной козы (*Oreamnos americanus*)
Вид спереди

Fig. 4. Skulls of male (*A*) and female (*B*) mountain goats (*Oreamnos americanus*)
Frontal view

показывает, что незначительные отличия между полами все же имеются.

Rupicapra. У самцов окраска несколько темнее, чем у самок, светлые полосы на морде более четко очерчены у самцов. В летнем меху темная полоса вдоль спины у самцов, как правило, тянется от затылка до корня хвоста, у самок она чаще пропадает на шее и крестце. Передние ноги спереди почти черные у самцов и более бурые у самок. Хвост у самцов также темнее. Описанная окраска относится в основном к кавказской серне (*R. r. caucasica*) Линька в самцов начинается несколько раньше, чем у самок (Гептнер и др., 1961).

Naemorhedus. Цвет шерсти горалов сильно варьирует и, по мнению Бромлея (1963), зависит от пола и возраста животного. Он делится на две цветовые вариации — серую и буровато-палевую. Серый цвет характерен для молодых особей до 4 лет,

а буровато-палевый для более взрослых. Просмотрев 26 шкур горала, я пришел к заключению, что обе цветовые вариации характерны как для самцов, так и для самок. Удалось выявить лишь некоторые особенности в окраске головы и шеи у самцов. Беловатая шерсть на губах всегда имеется у самцов и реже у самок. Горловое пятно самцов крупнее и более четко отграничено.

Capricornis. Окраска очень сильно варьирует даже в пределах одной группы животных. Четкого полового диморфизма нет, хотя отмечено, что самцы окрашены ярче, с более резко отграниченными цветовыми полями (Dolan, 1963). Среди просмотренных шкур *C. symatraensis* единственным отличием между самцами и самками оказалась величина белых пятен на нижней стороне морды и шеи: у самцов эти пятна крупнее и ярче.

Oreamnos. Окраска снежных коз однотонно-белая или желтовато-белая. Единственной примечательной особенностью окраски является изменение цвета от чисто-белого до желтоватого в зависимости от возраста животного (Smith, 1988).

3.5. Топография шерстного покрова. Среди представителей подсемейства Caprinae развитие или наличие удлиненных волос (подвес, грива, борода) — явление обычное, имеющее определенное таксономическое значение. Половой диморфизм у ряда видов очень ярко выражен по степени развития бороды, гривы или подвеса. Среди изученных мною шкур рупикаприн обращает на себя внимание незначительность или полное отсутствие полового диморфизма в топографии шерстного покрова. Исключение составил род *Capricornis*, где у самцов подвида *C. sumatraensis milne-edwardsi* имеется хорошо развитая грива на шее. Аллен (Allen, 1940) не нашел этой особенности у других подвидов и видов серао. Упоминание о том, что в роде *Naemorhedus* грива характерна только для самцов (Mead, 1989), является, вероятно, ошибкой: на шкурах горалов из Приморья и Сычуани небольшая грива присутствует у обеих полов. У снежной козы отмечено, что у самцов более длинная борода, однако ее размеры сильно зависят от возраста животного и времени года. В полевых условиях установить пол по этому признаку можно только зимой у особей старше 2 лет (Smith, 1988).

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Слабо выраженный половой диморфизм черепа, рогов и окраски среди рупикаприн заметно отличает их от других полорогих. Подробное изучение коллекционного материала позволило установить ряд диагностичных признаков в размерах и пропорциях черепа и рогов. Несомненно, что рога несут наиболее точную информацию о половой принадлежности. Используя такие промеры роговых стержней и чехлов, как окружность в основании или длина рога, можно установить пол животного достаточно точно. Наиболее трудно оказалось определить пол серны и легче

всего — снежной козы, самцы которой заметно крупнее самок и имеют ряд четких отличительных признаков. Половой диморфизм может проявляться по-разному в пределах одного вида, что видно на примере развития гривы у самцов одного из наиболее крупных подвидов *C. sumatraensis*. Этот факт в какой-то мере подтверждает гипотезу о том, что половой диморфизм сильнее выражен у более крупных представителей в пределах одного подсемейства (Packer, 1983) По всей видимости, по черепу и зубам выявлять половой диморфизм очень сложно и в ряде случаев просто невозможно.

Объяснение слабо выраженному половому диморфизму у рупикаприн следует искать, вероятно, в особенностях их экологии и поведения. Равенство в агонистическом поведении самцов и самок приводит к равномерному развитию тех и других и отсутствию четко выраженных экстерьерных признаков, характеризующих пол. Подобное поведение определяется раздельным стациальным размещением самцов и самок, обитающих небольшими группами, где, в отличие от крупных стад, оборонительные функции несут как самцы, так и самки. Интересно также отметить, что самки полорогих, обитающих в горах, всегда имеют рога, в то время как у равнинных видов комолость самок — обычное явление. Вероятнее всего, это связано, в первую очередь, с самообороной и защитой потомства в небольшой группе при отсутствии самцов.

5. БЛАГОДАРНОСТИ

С удовольствием выражаю благодарность за предоставление материала И. В. Волошиной (Сихотэ-Алинский заповедник) и Dr. J. Perdue (Illinois State Museum, Springfield). Помощь в работе оказали Н. А. Орлов и А. В. Абрамов.

Данная работа выполнена в рамках ГНТП «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

Бромлей Г Ф. Биология амурского горала (Nemorhaedus goral caudatus) // Труды Сихотэ-Алинского зап-ка, 1963. Т. 3. С. 191—267.

Бромлей Г Ф., Кучеренко С. П. Копытные юга Дальнего Востока.— М., 1983. 304 с.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные.— М., 1961. 776 с.

Егоров О. В. Экология сибирского горного козла // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1955. Т 17. С. 7—134.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция.— М., 1974. 460 с.

Мысленков А. И., Волошина И. В. Экология и поведение амурского горала.— М., 1989. 128 с.

Соломкина Н. В., Хохряков С. А. Половой диморфизм и возрастные изменения черепа амурского горала Nemorhaedus caudatus (Artiodactyla, Bovidae) // Зоол. журн., 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 153—158.

Тихонов А. Н. Морфологические характеристики скелета конечностей в подсемействе Caprinae // Труды Зоол. ин-та РАН, 1992. Т. 246. С. 129—140.

Allen G. M. The mammals of China and Mongolia. Vol. 2. N. Y., 1940. Vol. 2. P. 621—1350.

Cowan J., McCrory W Variation in the mountain goat Oreamnos americanus // Journ. mammal., 1970. Vol. 51. N 1. P. 60—73.

Dolan J M. Beitrag zur Systematischen Gliederung des Tribus Ripicapri // Ztschr. Zool. Syst. Evolutionforsch., 1963. N 1. S. 311—407
Hartl G. B., Burger H., Willing R., Suchentrunk F. On the biochemical systematics of the Caprini and the Rupicaprini // Biochem. Syst. Ecol., 1990. Vol. 18. N 2—3. P. 175—182.
Hrabe V Koubek P. Horns of the chamois from the Jeseniky mountains // Foli Zool., 1983. Vol. 32. N 1. P. 23—31.
Geist V. The evolution of horn-like organs // Behavior, 1966. Vol. 27 P. 175—214.
Geist V On the evolution of the Caprinae // (H. Soma, ed.) The biology and management of Capricornis and related mountain antelopes.— London, 1987 P. 3—40.
Koubek P., Hrabe V. Craniometrical characterisics of Rupicapra rupicapra caucasica // Folia Zool., 1983. Vol. 32. N 3. P 213—223.
Koubek P., Hrabe V Morphometrical characteristics and horn growth dynamics in Rupicapra ripicapra tatrica (Manimalia, Bovidae) // Folia Zool., 1984. Vol. 33. N 4. P 289—302.
Koubek P., Weber P., Hrabe V Craniometrical characteristics of Ripicapra rupicapra carpatica (Manimalia, Bovidae) // Folia Zool., 1985. Vol. 34. N 3. P. 227—234.
Koubek P., Hrabe V., Horakova M. Postnatal development of the skull of Rupicapra rupicapra (Mammalia, Bovidae) // Folia Zool., 1989. Vol. 38. N 1. P. 31—44.
Lewin R. Mountain goat horn. A clue to extinction? // Science, 1986. Vol. 232. P 450.
Locati M., Lovari S. Sexual differences in aggressive behavior of the Apennine Chamois // Ethology, 1990. Vol. 84. N 4. P. 295—306.
Lovari S., Scala C. Revision of Rupicapra Genus. IV. Horn Biometrics of R. rupicapra asiatica and its relevance to the taxonomic position of R. rupicapra caucasica // Ztshr. Saugetierkunde, 1984. Bd 49. Hf 4. S. 246—253.
Lovari S., Cosentino R. Seasonal habitat selection and group size of the Abruzzo chamois // Boll. Zool., 1986. Vol. 53. P 73—78.
Masini F., Lovari S. Systematics, phylogenetic relationships and dispersal of the chamois (Rupicapra spp.) // Quaternary Research, 1988, N 30. P. 339—349.
Mead J. I. Nemorhaedus goral // Mammalian species, 1989. N 335. P. 1—5.
Moyer K. E. Sex differences in aggression // (R. Friedman, ed.) Sex Differences in behavior.— N. Y., 1974. P. 335—357.
Packer C. Sexual dimorphism: the horns of african antelopes // 'Science, 1983. Vol. 221. N 4616. P 1191—1193.
Risenhoover K., Bailey J. Relationships between group size, feeding time and agonistic behaviour of mountain goats // Canad. Journ. Zool., 1985. Vol. 63. P 2501—2506.
Simpson G. The principles of classification of mammals // Bull. Amer Mus. Nat. Hist., 1945. Vol. 85. 350 pp.
Smith B. L. Criteria for determining age and sex of american mountain goats in the field // Journ. Mammal., 1988. Vol. 69. N 2. P. 395—402.
Zhang C. Nemorhaedus cranbrooki // (H. Soma, ed.). The biology and management of Capricornis and related mountain antelopes.— London, 1987 P. 213—223.

Summary

A. N. Tikhonov

SEXUAL DIMORPHISM OF BOVIDS FROM THE TRIBE RUPICAPRINI (ARTIODACTYLA, BOVIDAE)

Characteristics of skull and bones of skeleton, colouring of skin and topography of wool cover were compared for the purpose of revealing sexual dimorphism in representatives of tribe Rupicaprini (genera *Rupicapra, Naemorhedus, Capricornis, Oreamnos*). Particular attention has been given to horns, as the most distinctive structures in males and females of bovids. The criteria, enabling to distinguish males and females, such as, circumference of hornsheath at the base (*Naemorhedus, Capricornis, Oreamnos*) and the distance between tips of hornsheath (*Naemorhedus*) are found. The length of horncores and hornsheath is not statistically significant feature, separate in Rupicaprini males and females. The skull of adult males in all genera differs by elongated facial part, wider forehead and occiput, however as a whole the size of skull and its structure cannot be regarded as reliable criteria for the division of sexes. Some bones of limbs are longer in males. This is more pronounced in total length of bones of forelimb in gorals. The slight distinctions in colouring of skin are revealed in greater contrast colour of wool with sharp colorful borders of spots in males. The length of beard and mane on the average is greater in males. We should look for the explanation of poorly pronounced sexual dimorphism in Rupicaprini in the features of their agonistic behaviour. This behaviour is defined as the absence of large herds, where the males have the main defence function. Therefore the equality in aggressive behaviour of sexes leading to uniform physical development of animal and to the absence of distinct exterior features, which characterize the sex.

СОДЕРЖАНИЕ

Барышников Г. Ф. Пещерная гиена, Crocuta spelaea (Carnivora, Hyaenidae), из палеолитической фауны Крыма 3

Барышников Г. Ф., Аверьянов А. О. Молочные зубы хищных млекопитающих (отряд Carnivora). Часть V Семейства Protelidae и Hyaenidae 46

Саблин М. В. Верхнеплейстоценовая рысь, Lynx lynx, из стоянок Костенк (Воронежская область) 85

Барышников Г. Ф. Плейстоценовый красный волк, Cuon alpinus (Carnivora, Canidae), из палеолитических стоянок Большого Кавказа 92

Аверьянов А. О. Позднеплейстоценовый заяц, Lepus tanaiticus (Lagomorpha, Leporidae), Сибири 121

Сулержицкий Л. Д. Черты радиоуглеродной хронологии мамонтов (Mammuthus primigenius) Сибири и севера Восточной Европы 163

Аверьянов А. О., Вартанян С. Л., Гарутт В. Е. Мелкий мамонт, Mammuthus primigenius vrangeliensis Garutt, Averianov et Vartanyan, 1993 с острова Врангеля (Северо-Восточная Сибирь) 184

Кузьмина И. Е., Кузьмина С. А. Шерстистый носорог, Coelodonta antiquitatis (Perissodactyla, Rhinocerotidae), на Урале в позднем плейстоцене 200

Тихонов А. Н. Половой диморфизм у полорогих трибы Rupicaprini (Artiodactyla, Bovidae) 214

CONTENTS

Baryshnikov G. F Cave hyena, Crocuta spelaea (Carnivora, Hyaenidae) from Paleolithic fauna of the Crimea 3

Baryshnikov G. F., Averianov A. O. Deciduous teeth of carnivorous mammals (order Carnivora) Part V Families Protelidae and Hyaenidae 46

Sablin M. V Upper Paleolithic lynx (Lynx lynx) from Kostenki sites (Voronezh Region, Russia) 85

Baryshnikov G. F Pleistocene dhole, Cuon alpinus (Carnivora, Canidae) from Paleolithic sites of the Greater Caucasus 92

Averianov A. O. Late Pleistocene hare Lepus tanaiticus (Lagomorpha, Leporidae) of Siberia 121

Sulerzhitskii L. D. Characteristics of radiocarbon chronology of the woolly mammoth (Mammuthus primigenius) of Siberia and north of Eastern Europe 163

Averianov A. O., Vartanyan S. L. Garutt V E. Small woolly mammoth (Mammuthus primigenius vrangeliensis Garutt, Averianov et Vartanyan, 1993) from the Wrangel Island (North-Eastern Siberia) 184

Kuzmina I. E., Kuzmina S. A. Woolly rhinoceros, Coelodonta aniquitatis (Perissodactyla, Rhinocerotidae) in the Urals in the Late Pleistocene 200

Tikhonov A. N. Sexual dimorphism of bovids from the tribe Rupicapri (Artiodactyla, Bovidae) 214

**ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМ И СОВРЕМЕННЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ**

Труды Зоологического института РАН

Том 263

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 1995 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *О. И. Малова*
Технический редактор *Г. С. Шаповалова*

Сдано в набор 20.03.95. Подписано к печати 26.08.95. Формат 60×90[1]/[16]
Печать офсетная. Бумага тип. Гарнитура литер. Печ. 14,25. Уч.-изд. л. 15,0
Тираж 600 экз. Заказ № 281. Цена договорная

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1
ГППП-3, 191104, СПб., Литейный пр., 55